Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Merkmalskorrelationen und Selektion bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

INAUGURAL-DISSERTATION
ZUR
ERLANGUNG DER DOKTORWÜRDE
DER MATHEMATISCH-NATURWISSENSCHAFTLICHEN FAKULTÄT
DER FREIEN UNIVERSITÄT BERLIN

VORGELEGT VON

cand. rer. nat. ILSE BARTHELMESS

AUS BERLIN

1965

Druck von A. W. Hayn's Erben, Berlin 36

1. Referent: Prof. Dr. H. Lüers

2. Referent: Prof. Dr. W. Hoffmann

Tag der mündlichen Prüfung: 22. Juli 1964

Tag der Promotion: 27. Feb. 1965

ACAD.
LUGD. BAT.
BIBL.

Veröffentlicht in »Zeitschrift für Pflanzenzüchtung« Band 52, Heft 3 und 4 (1964), Seite 273—332

Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg

Aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung
der Technischen Universität Berlin
und dem Genetischen Institut der Freien Universität Berlin

Merkmalskorrelationen und Selektion bei *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.[1])

Von

Ilse Barthelmess

Mit 6 Abbildungen

Inhalt: A. Einführung. — B. Material. — C. Methoden. Genetische Varianz und Heritabilität; Korrelationen; Antwort auf die Selektion; Korrelierte Antwort auf die Selektion; Interaktionen. — D. Ergebnisse. I. Das Merkmalsverhalten in den Ausgangspopulationen; Beurteilung des Ausgangsmaterials; II. Ergebnisse der Selektionsexperimente: 1. Zwei-Weg-Selektion, 2. Selektion von Regressionsabweichern. — E. Diskussion. — Zusammenfassung. — Summary. — Literaturverzeichnis.

A. EINFÜHRUNG

Um verbesserte Leistungen und Erträge in der Tier- und Pflanzenzüchtung zu erzielen, muß fast stets auf einen ganzen Komplex von Eigenschaften ausgelesen werden. Diese werden in der Regel nicht unabhängig voneinander vererbt, sondern sind untereinander oder mit weiteren Merkmalen positiv oder negativ korreliert. Bereits Darwin wies darauf hin, daß infolge von Korrelationen nicht nur die Selektionsmerkmale, sondern auch die von der Selektion nicht unmittelbar betroffenen, korrelierten Merkmale durch die Auslese verändert werden können: „Hence if man goes on selecting, and thus augmenting, any peculiarity, he will almost certainly modify unintentionally other parts of the structure, owing to the mysterious laws of correlation" (zitiert nach Hazel 1943).

Je nach dem Grad der Ausprägung sowie der positiven oder negativen Richtung einer Korrelation und der Art der daran beteiligten Merkmale sind Korrelationen für den Züchter von unterschiedlicher Bedeutung:

1. Ist das untersuchte Merkmal schwer erfaßbar, aber mit leicht meßbaren oder zeitlich früher erkennbaren Merkmalen korreliert, so kann aus dieser Beziehung durch die Selektion auf die Sekundärmerkmale, z. B. mit der sogenannten Frühdiagnose, Nutzen gezogen werden (Literatur siehe Der Züchter, 4. [1957] und 6. Sonderheft [1963]: Die Frühdiagnose in der

[1]) Dissertation, Freie Universität Berlin, Berlin 1964.

Züchtung und Züchtungsforschung). Eine Korrelation wird um so brauchbarer sein, je enger die Merkmale korreliert sind. Doch auch geringe Korrelationen haben nach GILBERT (1961 a) noch einen Wert für die Frühselektion. Die Voraussetzung dafür ist, daß die Korrelationen in verschiedenen Genotypen und unter veränderten Umweltbedingungen erhalten bleiben, dagegen ist es prinzipiell gleichgültig, ob die Merkmale positiv oder negativ miteinander korreliert sind, d.h. in gleich- oder gegensinniger Abhängigkeit voneinander stehen.

2. Im Gegensatz dazu ist bei der Korrelation zweier Ertragsmerkmale die Richtung der Korrelation ausschlaggebend. Durch eine positive Korrelation wird der Selektionsgewinn erhöht, denn der Zuwachs im Selektionsmerkmal wird von einem Zuwachs im korrelierten Merkmal begleitet sein und somit die Steigerung des Gesamtertrages begünstigen. Hingegen wird eine negative Korrelation beim Gewinn in einem der Merkmale eine Einbuße im anderen erzeugen und sich um so störender auswirken, je enger die Korrelation ist. Daraus ergibt sich ein besonderes Interesse der Ertragszüchtung an Untersuchungen zur Beurteilung und Veränderung unerwünschter Merkmalskorrelationen durch Selektionsmaßnahmen.

Ertragsfaktoren werden durch eine unbestimmte Anzahl nicht mehr individuell erfaßbarer Erbeinheiten beeinflußt. Deshalb versuchen Tier- und Pflanzenzüchtung in zunehmendem Maße, ihr Verhalten mit den biometrischen Methoden zur Analyse der quantitativen Merkmalsvariation zu studieren. Die Zahl der zu diesem Zweck unternommenen Selektionsexperimente ist, im Vergleich zu ihrer Bedeutung für die praktische Züchtung, gering, und besonders in der Pflanzenzüchtung fehlen Untersuchungen über das korrelierte Merkmalsverhalten (HASKELL 1954, ALLARD 1960). Die vorwiegend an *Drosophila* (z.B. CLAYTON et al. 1957 c, ROBERTSON 1960 a) und der Maus (z.B. FALCONER 1955), aber auch beim Mais (LENG 1962 b) vorgenommenen Analysen verschiedenster quantitativ variierender Merkmale haben gezeigt, daß die Auswirkungen einer sich über zahlreiche Generationen erstreckenden Selektion nicht allein mit den Methoden der Biometrie und der Populationsgenetik, sondern auch der Physiologie untersucht werden müssen, um zu brauchbaren Aussagen zu gelangen.

Zum Studium der Reaktionen quantitativ variierender Merkmale auf die Selektion werden Zwei-Weg-Selektionsexperimente durchgeführt, d.h., es wird in einer Linie auf die maximale und in einer anderen auf die minimale Ausprägung des Selektionsmerkmals ausgelesen. Charakteristisch für die Resultate dieser Experimente ist, daß in der Mehrzahl der Untersuchungen die Reaktion des Selektionsmerkmals sowie der korrelierten Merkmale je nach der Selektionsrichtung verschieden groß ausfällt, was in der angelsächsischen Literatur als „Asymmetrie der Antwort (response) auf die Selektion" bezeichnet wird (CLAYTON et al. 1957 a). Die Unterschiede zwischen den Selektionslinien eines Zwei-Weg-Selektionsexperimentes können bereits in je nach der Selektionsrichtung verschiedenen Heritabilitätswerten und Merkmalskorrelationen zum Ausdruck gelangen. Als Ursachen kommen neben zahlreichen Wechselwirkungen zwischen Genotyp und Umwelt ungleiche Selektionsintensitäten, verschiedene

Genfrequenzen sowie Dominanzbeziehungen und physiologische Unterschiede zwischen den Selektionslinien in Betracht.

Das Studium der asymmetrischen Antwort auf die Selektion ist von Bedeutung für die Prüfung der von der quantitativen Genetik erarbeiteten Modellvorstellungen über die Auswirkungen von Selektionsmaßnahmen (CLAYTON et al. 1957 a), aber auch für die praktische Züchtung, zeigt es doch, daß die in einem bestimmten Ausgangsmaterial festgestellten Heritabilitätswerte und Merkmalskorrelationen nur unter gewissen Einschränkungen auf daraus hervorgegangene Selektionslinien angewendet werden dürfen und besser für jede Linie getrennt ermittelt werden (ROBERTSON 1955).

In den vorliegenden Untersuchungen soll die Veränderung der Merkmalskorrelationen in verschiedenen Selektionslinien aus Kreuzungspopulationen zwischen reinen Rassen der Crucifere *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. studiert werden. *A. thaliana* ist ein obligatorischer Selbstbefruchter. Im Gegensatz zum Fremdbefruchter erfolgt beim Selbstbefruchter auf die Selektion sehr schnell eine Abnahme der Merkmalsvarianzen, und der Selektionsgewinn ist auf wenige Generationen beschränkt. Von FINNEY (1962) wird darauf hingewiesen, daß mit der Reduktion der Varianz des Selektionsmerkmals allgemein eine Verringerung der Varianzen der korrelierten Merkmale parallel läuft, was sich wiederum auf die Kovarianzen auswirken und in einer Veränderung der Korrelationen zum Ausdruck kommen kann. Ein Selbstbefruchter ist daher besonders dafür geeignet, um bereits nach wenigen Selektionsgenerationen Unterschiede in den Merkmalsbeziehungen zwischen verschiedenen Selektionslinien zu erkennen. *A. thaliana* hat außerdem den Vorzug, eine relativ kurze Generationsdauer (zwei bis drei Monate) und einen geringen Standraumbedarf zu haben, so daß eine große Anzahl Pflanzen unter räumlich wie zeitlich möglichst gleichartigen Umweltbedingungen kultiviert werden kann.

In verschiedenen Rassen von *A. thaliana* und ihren Kreuzungsnachkommenschaften werden die Korrelationen zwischen zahlreichen Merkmalen studiert und anschließend in zwei verschiedenen Experimenten der Einfluß der Selektion auf die Beziehung zwischen den Merkmalen „Blühalter" (Tage von der Aussaat bis zum Öffnen der ersten Blüte) und „Anzahl der Bereicherungstriebe" (Teilinfloreszenzen in den Achseln der Stengelblätter) in zwei ausgewählten Kreuzungspopulationen festgestellt. Es wird versucht, die vorgefundenen Korrelationen mit Hilfe der Heritabilitätswerte der daran beteiligten Merkmale zu beurteilen und Voraussagen über das Verhalten der Merkmalsbeziehungen unter Selektionsbedingungen zu treffen.

Da durch die Anzahl der Bereicherungstriebe am Hauptsproß die Anzahl der Blüten und damit der Samenertrag der Pflanzen beeinflußt wird, könnte die Untersuchung ihrer Beziehungen zum Blühalter als Modell für vergleichbare Probleme in der Leistungszüchtung, aber auch in der Zierpflanzenzüchtung angesehen werden.

B. MATERIAL

Die Untersuchungen wurden mit den Rassen 'Enkheim', 'Catania stark behaart', 'Catania wenig behaart' und 'Besançon' der Crucifere *Arabidopsis thaliana* durchgeführt. Das Material stammt aus dem Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung, Berlin-

Dahlem. Die verschiedenen Rassen hatten sich bei mehrjähriger Prüfung im Gewächshaus als reine Linien erwiesen (DIERKS 1958).

1959 wurden zwischen den vier Rassen diallele Kreuzungen durchgeführt und die entsprechenden F_1-Nachkommenschaften herangezogen. In den weiteren Ausführungen werden die vier Elternrassen durch Zahlen symbolisiert: Enkheim = *1*, Catania st.beh. = *2*, Catania w.beh. = *3* und Besançon = *4*, so daß z.B. *1* × *4* die Kreuzung zwischen Enkheim und Besançon darstellt. Die reinen Elternrassen werden durch ein „*E*" hinter der entsprechenden Zahl charakterisiert, z.B. *4E* = Besançon.

1960 wurden die Elternrassen und reziproke F_1- und F_2-Nachkommenschaften unter drei verschiedenen Versuchsbedingungen (Gewächshaus, Frühbeetkasten sowie temperatur- und lichtkonstanter Keller) geprüft. Die einzelnen Nachkommenschaften umfaßten nie weniger als 40 Pflanzen, die F_2 bestand jeweils aus 80 (Keller) bis maximal 150 Pflanzen. Die Anlage der Versuche erfolgte in zufälliger Anordnung der Parzellen in sieben (Gewächshaus) bzw. dreizehn (Frühbeetkasten) Wiederholungen mit acht bzw. vier Pflanzen je Parzelle.

Aussaat: Frühbeetkasten 15. März, Keller 22. März und Gewächshaus 30. März 1960.

1961 wurden im Gewächshaus für die Kreuzungen zwischen Catania w.beh. und Catania st.beh. (*3* × *2*) und Catania st.beh. und Besançon (*2* × *4*) die Eltern, F_1-, F_2- sowie zahlreiche selektierte und zufällige F_3-Nachkommenschaften untersucht. Der Versuch umfaßte insgesamt 77 Nachkommenschaften zu je 40 Pflanzen mit Ausnahme der beiden F_2-Populationen, deren Umfang je 120 Pflanzen betrug.

Aussaat: 4. April 1961. Nach dem Topfen wurden die Pflanzen auf dem Mitteltisch eines temperierten 6-m-Gewächshauses (Temperatur nicht unter 12 °C) aufgestellt. Der gleiche Standort wurde auch 1960 und 1962 verwendet. Die Versuchsanlage war ein unvollständiges, balanziertes 9 × 9-Gitter mit acht Wiederholungen, jede Parzelle enthielt fünf Pflanzen.

1962 standen unter den gleichen Versuchsbedingungen wie 1961 (Gewächshaus, 9 × 9-Gitteranlage) die Elternrassen *2E* und *3E* sowie F_1-, F_2- und selektierte F_4-Nachkommenschaften der Kreuzung Catania w.beh. × Catania st.beh. (*3* × *2*) im Versuch. Der Umfang der 78 Nachkommenschaften betrug je 40 Pflanzen mit Ausnahme der F_2, diese umfaßte 160 Pflanzen. — Aussaat: 9. April 1962.

Die Aussaaten wurden in allen Jahren Ende März bis Anfang April vorgenommen, damit die verschiedenen Versuche ähnlichen Licht- und Klimabedingungen ausgesetzt waren. Je Versuch wurden die Pflanzen zum gleichen Termin in 5-cm-Töpfe mit Einheitserde getopft und verblieben darin bis zum Abschluß des Wachstums.

Nähere Angaben über die durchgeführten Selektionsexperimente werden der Beschreibung der Ergebnisse dieser Experimente jeweils vorangestellt.

Nach TROLL und WEBER (1955) ist der Blütenstand von *Arabidopsis thaliana* als Synfloreszenz zu bezeichnen. Darunter wird ein blühendes Sproßsystem verstanden, in welchem dem terminalen Blütenstand oder der Endfloreszenz, die im vorliegenden Fall eine Traube darstellt, sogenannte Bereicherungstriebe vorausgehen. Diese wiederholen im wesentlichen den Aufbau der Synfloreszenz, indem sie sich ebenfalls in eine Bereicherungstriebe erzeugende Region und eine Endfloreszenz gliedern. Bei *A. thaliana* als einer Rosettenpflanze können Bereicherungstriebe außer in den Achseln der nach der Blühinduktion durch Internodienstreckung über die Rosette hinausgehobenen Stengelblätter auch in den Achseln der Rosettenblätter gebildet werden. Mit Ausnahme der frühblühenden Rassen werden von den Stengelblättern nur im oberen Teil des Stengels Bereicherungstriebe hervorgebracht. Stengelabwärts unterliegt ihre Entwicklung unter unseren Kulturbedingungen einer Hemmung. Mit TROLL ist daher „zwischen einer die basale Sproßregion umfassenden Hemmungszone und einer dieser sich aufwärts anschließenden Bereicherungszone" zu unterscheiden. Der Abstand von der Blattrosette bis zur Spitze der Endfloreszenz des Hauptsprosses wird in den vorliegenden Untersuchungen als Hauptsproßlänge bezeichnet.

Folgende Merkmale (Abb. 1) wurden an den Einzelpflanzen bonitiert:

a Tage von der Aussaat bis zur ersten Blüte, sogenanntes Blühalter (DIERKS 1958),
(*b* Hauptsproßlänge [in mm] am Tag der ersten offenen Blüte),
c Anzahl der Rosettenblätter,
(*d* größter Radius der Blattrosette [in mm] am Tag der ersten offenen Blüte),

(*e* Anzahl der Bereicherungstriebe aus Rosettenblattachseln),
(*f'* Anzahl der Stengelblätter),
f Anzahl der Bereicherungstriebe aus Stengelblattachseln,
i Insertionshöhe (in mm) der untersten Schote,
k Hauptsproßlänge (in mm) nach Abschluß des Wachstums.

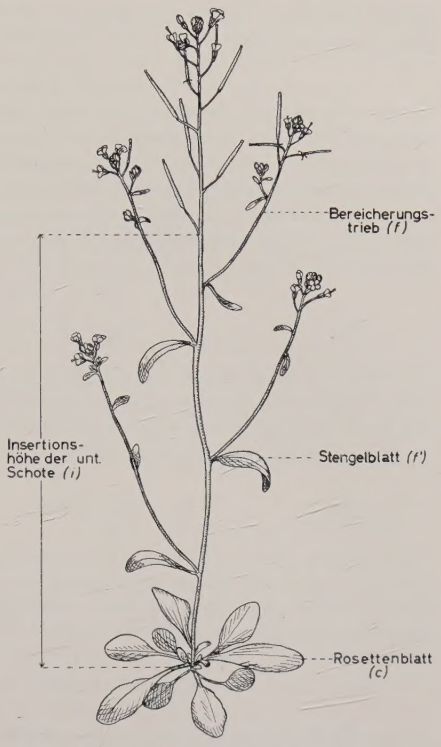


Abb. 1. Aufbau einer Pflanze von *Arabidopsis thaliana*

In den weiteren Ausführungen werden die Merkmale unter den angegebenen Buchstaben behandelt. Die Bonitur der verschiedenen Merkmale erfolgte an zwei verschiedenen Zeitpunkten: Merkmal *a*, *b*, *c* und *d*, wurden am Tag der ersten offenen Blüte bonitiert und die Merkmale *e*, *f'*, *f*, *i* und *k* nach dem Abreifen der Pflanzen. Bis auf den Versuch 1962 wurden an allen im Gewächshaus durchgeführten Versuchen sämtliche Merkmale je Pflanze bonitiert. Da jedoch die Untersuchung der in Klammern gesetzten Merkmale keine wesentliche Bereicherung der Aussage ergab, werden sie nur vereinzelt berücksichtigt. An den Pflanzen des Versuchs 1962 wurden nur die Merkmale *a*, *f* und *f'* bonitiert.

Allein für den Versuch im Jahr 1960 waren, ausgehend von neun verschiedenen Merkmalen, die jeweils in etwa 50 einzelnen Nachkommenschaften an mindestens zwei verschiedenen Standorten (im Keller konnte nur ein Teil der Nachkommenschaften geprüft werden) bonitiert wurden, etwa 3600 Korrelationskoeffizienten zu ermitteln. Diese große Zahl gab Anlaß, die Berechnung der einfachen linearen Korrelationskoeffizienten und die Auswertung des 9×9-Gitters an der elektronischen Rechenanlage IBM 650 des Instituts für praktische Mathematik der TH Hannover durchzuführen, und ich möchte an dieser Stelle Herrn Priv.-Doz. Dr. H. RUNDFELDT sehr herzlich für die Bereitstellung der Rechenprogramme danken.

C. METHODEN

Der unter bestimmten Umweltbedingungen mögliche Selektionsgewinn hängt erstens von der genetischen Varianz in der Ausgangspopulation, sodann zweitens vom Verhältnis der genetischen Varianz zur phänotypischen Gesamtvarianz, dem Erblichkeitsanteil oder der Heritabilität (heritability) eines Merkmals, ab. In den vorliegenden Untersuchungen interessieren neben den genannten Parametern des Einzelmerkmals drittens die Beziehungen zwischen verschiedenen Merkmalen, die sich als Korrelations- und Regressionskoeffizienten erfassen lassen. Die Reaktion eines nicht direkt der Selektion unterworfenen Merkmals auf die Auslese eines anderen sogenannten Primärmerkmals wird als korrelierte Antwort (correlated response) auf die Selektion bezeichnet. In Anlehnung an die angelsächsische Literatur wird in den folgenden Ausführungen statt vom Selektionserfolg bevorzugt von der „Antwort auf die Selektion" gesprochen, da besonders die Reaktion der korrelierten Merkmale nicht immer im Sinne des Züchters auszufallen und damit einen „Erfolg" darzustellen braucht.

Dieser den Untersuchungen vorangestellte Abschnitt beschränkt sich auf die Angabe bzw. die kurze Ableitung der im experimentellen Teil angewendeten Formeln und Rechenverfahren zur Ermittlung der Schätzwerte für die angeführten Parameter. Weitere Informa-

tionen können z.B. der Einführung in die quantitative Genetik von FALCONER (1960a) entnommen werden.

Genetische Varianz und Heritabilität. Die phänotypische Varianz (und Entsprechendes gilt für die Kovarianz) eines Merkmals wird durch genetische und umweltbedingte Faktoren bestimmt. Die bisher vorliegenden Methoden versuchen nun, diese Gesamtvarianz in Varianzkomponenten aufzuteilen, die den erblichen und umweltbedingten Varianzursachen sowie ihren Interaktionen Rechnung tragen. Unter Verwendung eines additiven Schemas läßt sich die Zusammensetzung der phänotypischen Varianz, V_P, aus genetischen, V_G, und umweltbedingten Varianzkomponenten, V_E, folgendermaßen darstellen (LERNER 1950):

$$V_P = V_G + V_E + 2\, r_{GE} \sqrt{V_G\, V_E} + f(GE). \tag{1a}$$

Die beiden letztgenannten Ausdrücke berücksichtigen die linearen (r_{GE} ist der lineare Korrelationskoeffizient für die Korrelation zwischen Genotyp und Umweltwirkung) und nichtlinearen Interaktionen [f(GE)] zwischen Genotyp und Umwelt und sollen — wie üblich — in diesem Zusammenhang vernachlässigt werden, so daß man zu der vereinfachten Beziehung

$$V_P = V_G + V_E \tag{1b}$$

gelangt. Jede der beiden Varianzkomponenten kann weiter aufgeteilt werden. Hier interessiert besonders die Zusammensetzung der genetischen Varianz aus einer gemäß Definition additiv wirkenden, V_A, und einer nicht-additiven, die Dominanz- und Epistasieeffekte umfassenden Komponente, V_N:

$$V_G = V_A + V_N. \tag{1c}$$

Unter „Epistasie" ist hier die von der Additivität abweichende Wirkung der ein quantitatives Merkmal kontrollierenden, nicht allelen Loci zu verstehen. Eine derartige Wechselwirkung zwischen verschiedenen Loci wird vielfach auch als „Interaktion" bezeichnet (z.B. FALCONER 1960a).

Betrachtet man den durchschnittlichen genotypischen Wert einer Population, so ist der additive Anteil von der Genfrequenz abhängig, der Gesamtwert jedoch außerdem von der Verteilung der Gene auf die Individuen in der Population.

Der Heritabilitätswert, h^2, eines Merkmals läßt sich als Quotient entweder aus der gesamten genetischen Varianz zur phänotypischen Varianz oder nur der additiven genetischen Varianz zur phänotypischen Varianz ausdrücken. Dies führt zur Unterscheidung der Heritabilität im weiteren Sinne, h^2_G, von der Heritabilität im engeren Sinne, h^2_A, definiert als

$$h^2_G = V_G / V_P \qquad \text{bzw.} \qquad h^2_A = V_A / V_P. \tag{2a, 2b}$$

Um den Grad der Erblichkeit eines Merkmals zu charakterisieren, empfiehlt es sich, die Heritabilität im engeren Sinne anzugeben, denn ein Selektionserfolg ist vorwiegend von der additiven Varianzkomponente abhängig. Die Heritabilität im engeren Sinne gibt an, welche durchschnittliche Übereinstimmung zwischen phänotypischem und durch additive Genwirkung erzeugtem Wert der Individuen einer bestimmten Population unter gegebenen Umweltbedingungen zu erwarten ist.

Entsprechend den Gleichungen (2a) und (2b) wird die umweltbedingte Varianzkomponente, e^2, definiert als der Quotient aus der umweltbedingten, V_E, und der phänotypischen Varianz, V_P:

$$e^2 = V_E / V_P. \tag{2c}$$

Die angeführten Parameter können an Hand des vorliegenden Versuchsmaterials prinzipiell auf zwei verschiedene Arten bestimmt werden:

1. Reine Linien sowie die F_1-Bastarde zwischen ihnen geben als genetisch nicht variierendes Material einen Anhalt für die umweltbedingte Varianzkomponente, und ein Ver-

gleich mit genetisch variierenden Populationen erlaubt eine Abschätzung der genetischen Varianz bzw. der Heritabilität im weiteren Sinne. Auf dem gleichen Prinzip beruht die Bestimmung der Heritabilität im weiteren Sinne über die in einer Varianzanalyse ermittelten Schätzwerte der Varianzkomponenten.

2. Durch die Aufzucht einer Nachkommengeneration der genetisch variierenden Population kann die Regression der Nachkommen auf die Eltern (parent offspring regression) bestimmt werden, die im Fall der Regression der Nachkommen auf den Elternmittelwert der Heritabilität im engeren Sinne entspricht. Voraussetzung für diese Form der Ermittlung ist die Abwesenheit von Genotyp-Umwelt-Interaktionen in den beiden Generationen. Weitere Verfahren zur Bestimmung der Heritabilität unter Ausnutzung der Verwandtschaftsbeziehungen zwischen den Individuen finden sich bei FALCONER (1960a) sowie LE ROY und LÖRTSCHER (1956).

Korrelationen. Die gebräuchliche Form, eine Abhängigkeit zwischen zwei variierenden Größen X und Y darzustellen, ist die Angabe eines linearen Korrelationskoeffizienten, r, dem Quotienten aus der Kovarianz, Cov_{XY}, und der Quadratwurzel aus dem Produkt der Varianzen V_X und V_Y oder die Angabe des linearen Regressionskoeffizienten, b, dem Quotienten aus der Kovarianz und der Varianz der unabhängigen Variablen:

$$(3) \qquad r_{XY} = \frac{Cov_{XY}}{\sqrt{V_X V_Y}} \qquad \text{bzw.} \qquad (4) \qquad b_{Y \cdot X} = \frac{Cov_{XY}}{V_X}$$

Zur Berechnung linearer Korrelationskoeffizienten wird vorausgesetzt, daß die Merkmale annähernd normal verteilt sind, daß die Beziehungen zwischen ihnen linear sind, d. h., daß die einzelnen Merkmalspaare um eine Gerade streuen und daß diese Streuung in allen Bereichen der Geraden annähernd gleich groß ist (Homoskedastie). Die Gerade ist die Regressionsgerade, ihr Anstieg entspricht dem Regressionskoeffizienten b.

Wie die Varianzen und Kovarianzen, so lassen sich auch die Korrelationen zwischen zwei oder mehr Merkmalen eines Individuums auf zwei verschiedene — umweltbedingte und genetische — Ursachen zurückführen. Die Beeinflussung zweier Merkmale durch die gleichen äußeren Faktoren kann zu einer umweltbedingten Korrelation führen. Eine genetische Korrelation entsteht durch pleiotrope Genwirkung. Auch die Kopplung der zwei Merkmale beeinflussenden Faktoren kann die Ursache für eine vorübergehende genetische Korrelation sein. In jedem Fall ist zu berücksichtigen, daß eine phänotypische Korrelation durch die verschiedensten variierenden — entweder umweltbedingten oder erblichen — Faktoren erzeugt wird, von denen einige negative, andere positive Merkmalsbeziehungen hervorrufen mögen, so daß sie sich in ihrer Gesamtheit wieder aufheben können (FALCONER 1960a). Das heißt aber, daß einerseits das Auffinden einer phänotypischen Korrelation noch kein Beweis dafür ist, daß die Merkmale auch genetisch miteinander korreliert sind, und daß andererseits eine genetische Korrelation auch dann vorliegen kann, wenn keine Beziehungen zwischen den Phänotypen nachweisbar sind.

Für die Zusammensetzung der phänotypischen Korrelation, r_P, zwischen einem Merkmal X und einem Merkmal Y aus einer genetischen, r_G, und einer umweltbedingten Korrelationskomponente, r_E, gilt nach LERNER (1950) folgende Beziehung:

$$(5) \qquad r_P = h_X h_Y r_G + e_X e_Y r_E$$

(wobei h_X bzw. h_Y und e_X bzw. e_Y die Quadratwurzeln aus den oben angeführten Parametern h^2 und e^2 sind). Diese Beziehung ist nicht unmittelbar zur Bestimmung der einzelnen Komponenten geeignet, da sich die verschiedenen Korrelationskomponenten nicht wie Varianzen und Kovarianzen einfach addieren. Da sich jedoch die letzteren aus genetischen und umweltbedingten Komponenten additiv zusammensetzen, bieten sich wie für die Ermittlung der genetischen Varianz und der Heritabilität wiederum zwei verschiedene Möglichkeiten zur Bestimmung der verschiedenen Korrelationskomponenten:

1. Durch die Abschätzung der genetischen Varianzen und Kovarianzen in einem Vergleich von genetisch uniformem mit genetisch variablem Material und der Bildung des entsprechenden Quotienten nach (3) erhält man die genetische Gesamtkorrelation, r_G.

2. Analog zur Bestimmung der additiven genetischen Varianzkomponente läßt sich die additive genetische Korrelation, r_A, über Eltern-Nachkommen-Regressionen berechnen, z.B. nach HAZEL (1943) über die verschiedenen Kovarianzen, Cov XY, zwischen den Merkmalen X und Y von Eltern- (P) und Nachkommengenerationen (O):

$$(6) \qquad r^2_A = \frac{(\mathrm{Cov}\, X_O\, Y_P)\,(\mathrm{Cov}\, X_P\, Y_O)}{(\mathrm{Cov}\, X_O\, X_P)\,(\mathrm{Cov}\, Y_O\, Y_P)}$$

oder nach dem Modell der korrelierten Antwort. Auch letzteres Verfahren beruht im Prinzip auf Eltern-Nachkommen-Regression, und es gilt für beide, daß die Ergebnisse verfälscht werden, wenn Genotyp-Umwelt-Interaktionen auftreten.

Antwort auf die Selektion. Die Antwort, R, auf die Selektion wird definiert als die Differenz zwischen den mittleren phänotypischen Werten der Nachkommen der selektierten Elternpflanzen und der gesamten Elterngeneration vor der Selektion. Sie ist abhängig vom Selektionsdifferential, S, welches die Differenz zwischen dem mittleren phänotypischen Wert der als Eltern ausgewählten Individuen und dem Populationsmittel vor der Selektion darstellt, und von der Heritabilität im engeren Sinne des Selektionsmerkmals:

$$(7a) \qquad R = h^2_A\, S.$$

Standardisiert man die Antwort auf die Selektion sowie das Selektionsdifferential, indem man durch die phänotypische Streuung des Selektionsmerkmals, σ_P, dividiert, so gelangt man zu der Beziehung

$$(7b) \qquad R = i\, h^2_A\, \sigma_P,$$

in der $i = S/\sigma_P$ das standardisierte Selektionsdifferential oder die Selektionsintensität darstellt.

Korrelierte Antwort auf die Selektion. Unter der Voraussetzung vorwiegend additiver Genwirkung und einer linearen genetischen Korrelation zwischen den untersuchten Merkmalen gilt für die korrelierte Antwort, CR_Y, eines Merkmals Y auf die in der vorangegangenen Generation vorgenommene Selektion auf ein mit diesem korreliertes Merkmal X folgende Beziehung (LERNER 1950):

$$(8a) \qquad CR_Y = i_X\, h_{AX}\, h_{AY}\, r_A\, \sigma_{PY}.$$

Sind die Antwort, CR_Y, des korrelierten Merkmals, ebenso die Quadratwurzeln der Heritabilitäten im engeren Sinne der beiden Merkmale, h^2_{AX} und h^2_{AY}, sowie die Selektionsintensität, i_X, der Selektion auf Merkmal X und die phänotypische Streuung, σ_{PY}, des nicht selektierten Merkmals Y im Experiment ermittelt worden, so kann diese Gleichung der Bestimmung der additiven genetischen Korrelation, r_A, dienen.

Experimentell wird die korrelierte Antwort am eingehendsten durch die doppelte Zwei-Weg-Selektion studiert, bei der nicht nur auf die maximale und minimale Ausprägung des Merkmals X selektiert wird, sondern in einem zweiten Linienpaar auch auf die des Merkmals Y, so daß von beiden Merkmalen die direkten und korrelierten Antworten ermittelt werden können. Analog der Beziehung (8a) gilt für die korrelierte Antwort, CR_X, des Merkmals X, wenn auf Y ausgelesen wird:

$$(8b) \qquad CR_X = i_Y\, h_{AX}\, h_{AY}\, r_A\, \sigma_{PX}.$$

Ein so angelegtes Experiment ermöglicht gleichzeitig eine Aussage über das Vorkommen von Asymmetrien bei direkten und korrelierten Antworten sowie die Feststellung, inwieweit direkte und korrelierte Antworten übereinstimmen, was für die Aufstellung eines Selektionsprogramms sehr wichtig sein kann.

Eine weitere Möglichkeit zur Bestimmung der genetischen Korrelation nach doppelter Zwei-Weg-Selektion bietet der Quotient aus den korrelierten, CR, und direkten Antworten, R, auf die Selektion:

$$(9) \qquad r^2_A = \frac{CR_X CR_Y}{R_X R_Y}$$

Interaktionen. Bei der Aufteilung der Varianzkomponenten auf Seite 278 wurden die Interaktionen zwischen Genotyp und Umwelt vernachlässigt. Die Untersuchungen der quantitativen Merkmalsvariation haben jedoch ergeben, daß dies in vielen Fällen nicht gerechtfertigt ist (MATHER 1955). Deshalb soll an dieser Stelle ein kurzer Überblick über die möglichen Folgen von Genotyp-Umwelt-Interaktionen gegeben werden:

Durch Genotyp-Umwelt-Interaktionen können die Unterschiede zwischen verschiedenen Genotypen in einer Umwelt größer ausfallen als in einer anderen, wobei die Rangfolge der verschiedenen Genotypen in jeder Umwelt die gleiche bleibt, oder es können zweitens die verschiedenen Umweltbedingungen so wirken, daß die Rangfolge der Genotypen je nach der Umwelt verschieden ist. Im ersten Fall wird die Varianz mit dem Mittelwert korreliert sein, und die Interaktionen werden in den meisten Fällen durch eine Transformation der Skala zu beseitigen sein. Diese Interaktionen haben für die Selektionsresultate gewöhnlich keine ernsten Konsequenzen, denn solange die Rangfolge in den verschiedenen Umwelten die gleiche ist, werden auch unter verschiedenen Bedingungen die gleichen Individuen selektiert. Sind die Interaktionen jedoch in den Kovarianzen zwischen Verwandten enthalten, so werden die Heritabilitäten und genetischen Korrelationen zwar nicht in der Richtung, aber in ihrem Ausmaß falsch, und eine Vorherbestimmung des Selektionserfolges wird erschwert sein. Ändert sich durch die Interaktionen die Rangfolge zwischen selektierten Pflanzen oder Familien in verschiedenen Umwelten, so werden die Verhältnisse sehr kompliziert[1]).

D. ERGEBNISSE

Die Beschreibung der Ergebnisse wird in zwei Abschnitten vorgenommen. Der erste Teil umfaßt die Darstellung der umweltbedingten und genetischen Varianzen und der Heritabilitätswerte der verschiedenen Merkmale sowie eine Betrachtung der phänotypischen Merkmalsbeziehungen in den Elternrassen und ihren F_1- und F_2-Kreuzungsnachkommenschaften und diskutiert die sich daraus ergebenden Konsequenzen für die anschließenden Selektionsexperimente. Im zweiten Teil werden die Veränderungen der Merkmalsbeziehungen unter dem Einfluß der Selektion an ausgewählten Merkmalen und Populationen untersucht. Die für diese Populationen wichtigen Daten werden im ersten Teil besonders berücksichtigt.

I. Das Merkmalsverhalten in den Ausgangspopulationen

Mittelwert und phänotypische Varianz. Die Rasse Enkheim (*1E*) blüht als erste, das heißt, sie besitzt das geringste Blühalter und zeigt auch in allen anderen Merkmalen die kleinsten Ausmaße. Von hier steigt mit Ausnahme des Merkmals *k*, der Hauptsproßlänge, der Umfang der Merkmale über die Rassen Catania st. beh. (*2E*), Catania w. beh. (*3E*) bis Besançon (*4E*) an.

In Tabelle 1 sind die Mittelwerte und Varianzen der Elternrassen und ihrer nach dialleler Kreuzung entstandenen Nachkommenschaften für die Merkmale „Blühalter" (*a*), „Anzahl der Rosettenblätter" (*c*), „Anzahl der Bereicherungstriebe" (*f*), „Insertionshöhe der untersten Schote" (*i*) und „Hauptsproßlänge" (*k*) angegeben. Die Mehrzahl der Daten wurde 1960 ermittelt (die Werte dieses Jahres sind in Tab. 1 und den folgenden Tabellen durch Fettdruck besonders gekennzeichnet), für einzelne Nachkommenschaften wurden außerdem die Ergebnisse der Versuche 1961 und 1962 in die Tabelle aufgenommen.

[1]) Nach einem Referat von VON KROSIGK auf der Tagung des Ausschusses für genetisch-statistische Methoden der Deutschen Gesellschaft für Züchtungsforschung, Oktober 1962.

Tabelle 1

Mittelwerte und Varianzen
der vier Rassen und ihrer Kreuzungsnachkommenschaften

	Nachkommenschaften		Jahr	n	Blühalter *a*		Rosettenblätter *c*		Bereicherungstriebe *f*		Insertionshöhe unterste Schote *i*		Hauptsproßlänge *k*	
					$\bar{x}$	V	$\bar{x}$	V	$\bar{x}$	V	$\bar{x}$	V	$\bar{x}$	V
P:	Enkheim	*1E*	1960	48	**32,04**	**2,09**	**8,31**	**0.26**	**2,17**	**0,19**	**39,54**	**67,70**	**227,48**	**746,47**
	Catania st.beh.	*2E*	1960	50	**38,00**	**1,76**	**11,70**	**0,94**	**2,30**	**0,33**	**93,56**	**535,51**	**435,46**	**1180,61**
			1961	40	33,28	2,00	12,58	0.67	3,78	0,33	145,00	714,10	419,83	692,26
			1962	40	31,48	1,23			2,25	0,29				
	Catania w.beh.	*3E*	1960	50	**42,24**	**4,35**	**16,10**	**4.47**	**3,56**	**0,94**	**134,20**	**1146,41**	**396.38**	**776,73**
			1961	40	37,35	4,23	15,55	1,69	3,45	0,87	162,03	904,08	381,88	581,23
			1962	40	34,93	3,35			2,23	0,79				
	Besançon	*4E*	1960	50	**53,22**	**17,00**	**34,40**	**45,47**	**6,20**	**4,61**	**217,14**	**2171,22**	**397,64**	**803.71**
			1961	40	47,00	13,33	29,48	38,92	5,33	5,31	203,50	2339,08	383,03	744,69
F_1:	Enkheim × Catania st.beh.	*1 × 2*	1960	50	**35,24**	**2,06**	**10,20**	**0,90**	**2,50**	**0,24**	**68,86**	**283,92**	**351,96**	**1149,27**
	Enkheim × Besançon	*4 × 1*	1960	49	**38,53**	**9,75**	**12,39**	**6,00**	**2,04**	**0.92**	**75,76**	**1103,35**	**369,37**	**1432,85**
	Catania st.beh. × Besançon	*2 × 4*	1960	50	**43,26**	**4.73**	**19,46**	**7,59**	**3,62**	**0,98**	**149,58**	**888,20**	**481,18**	**1375,86**
			1961	40	37,48	3,90	17,23	3,10	3,90	1,38	175,05	670,05	456,03	1002,08
	Enkheim × Catania w.beh.	*1 × 3*	1960	50	**48,22**	**4,27**	**28,02**	**14.51**	**4,44**	**4,16**	**187,18**	**1641,98**	**459,84**	**972,92**
	Catania st.beh. × Catania w.beh.	*2 × 3*	1960	50	**51,44**	**8,69**	**33,96**	**66,08**	**6,74**	**10,78**	**231,54**	**3117,02**	**492,06**	**1071,29**
			1961	40	49,20	11,79	38,60	57,95	6,03	2,49	229,25	778,95	444,50	1095,90
			1962	40	43,20	14,52			5,03	7,56				
	Catania w.beh. × Besançon	*3 × 4*	1960	50	**61,64**	**4,37**	**55,54**	**6,82**	**9,14**	**2,86**	**238,68**	**572,02**	**441,26**	**1349,10**
F_2:	Enkheim × Catania st.beh.	*2 × 1*	1960	150	**35,77**	**7,48**	**9,70**	**2,02**	**2,17**	**0,25**	**57,19**	**320,32**	**334,87**	**2902,02**
	Enkheim × Besançon	*1 × 4*	1960	148	**39,33**	**20,58**	**13,09**	**19,10**	**2,53**	**0,66**	**73,55**	**955,67**	**342,92**	**2896,92**
	Catania st.beh. × Besançon	*2 × 4*	1960	149	**43,88**	**30,46**	**17,28**	**37,62**	**3,09**	**1,74**	**116,65**	**3046,68**	**413,74**	**3301,27**
			1961	120	36,88	17,70	16,37	19,48	3,85	1,50	156,73	1657,84	407,26	3060,66
	Enkheim × Catania w.beh.	*1 × 3*	1960	149	**46,42**	**77,34**	**21,90**	**118.79**	**3,78**	**5,80**	**143,40**	**5937,30**	**392,39**	**10595,67**
	Catania st.beh. × Catania w.beh.	*2 × 3*	1960	149	**50,14**	**96,11**	**28,16**	**220,88**	**4,89**	**9,82**	**174,25**	**7044,88**	**434,15**	**5776,61**
			1961	120	45,50	110,89	30,28	253,76	4,45	3,73	175,90	3989,94	427,81	3645,40
			1962	160	41,46	78,58			4,04	4,09				
	Catania w.beh. × Besançon	*3 × 4*	1960	146	**55,88**	**143,78**	**37,18**	**377,26**	**5,64**	**8,71**	**171,25**	**4568,27**	**404,06**	**3684,52**

Ein Vergleich der Mittelwerte der Kreuzungseltern und der entsprechenden F_1-Generationen innerhalb eines Versuches bestätigt für alle Kreuzungen, an denen Catania w. beh., *3E*, beteiligt ist, die bereits von Dierks (1958) untersuchte Heterosis. Diese kommt darin zum Ausdruck, daß die F_1-Pflanzen später blühen und wüchsiger sind als die jeweiligen Elternrassen. Für die folgenden Selektionsexperimente in den F_2-Populationen Catania w. beh. × Catania st. beh. (*3* × *2*) und Catania st. beh. × Besançon (*2* × *4*) ist es fernerhin wichtig, daß im Gegensatz zur Kombination *3* × *2*, bei der infolge der Heterosis der spätblühende Elter vom F_1-Bastard übertroffen wird, in der Kombination *2* × *4* der frühblühende Elter in fast allen Merkmalen partiell dominant ist.

Nach der Größe der Mittelwerte (Versuch 1960) lassen sich mit geringen Verschiebungen bei den Merkmalen *f*, *i* und *k* die verschiedenen Nachkommenschaften in folgender Reihe gruppieren:

1E
1 × *2* (F_1, F_2)
2E
1 × *4* (F_1, F_2)
3E
2 × *4* (F_1, F_2)
1 × *3* (F_1, F_2)
2 × *3* (F_1, F_2)
4E
3 × *4* (F_1, F_2).

Entsprechend dieser Rangfolge nehmen die Varianzen der genetisch uniformen Eltern und der F_1-Nachkommenschaften zu, mit Ausnahme der Varianzen aller Merkmale in der Kreuzung *3* × *4* und derjenigen von Merkmal *k* in den übrigen Nachkommenschaften, welche im Verhältnis zum Umfang der Mittelwerte zu gering sind. In den F_2-Populationen sind die Varianzen insgesamt höher, da hier zu der umweltbedingten noch eine genetische Varianzkomponente hinzutritt, doch gruppieren auch sie sich mit Ausnahme der Varianzen von *k* in der gleichen Reihenfolge wie die entsprechenden Mittelwerte:

1 × *2*, *1* × *4*, *2* × *4*, *1* × *3*, *2* × *3* und *3* × *4*.

Diese Proportionalität zwischen Mittelwert und Varianz wird als Genotyp-Umwelt-Interaktion oder auch als Skaleneffekt bezeichnet und ist für das vorliegende Material so charakteristisch, daß bereits ein mittlerer Blühalterunterschied von vier Tagen zwischen den Rassen *2E* und *3E* (1960) zu signifikanten Differenzen zwischen den Varianzen dieses Merkmals führt. Deshalb wurde darauf verzichtet, die Signifikanz der Differenzen im einzelnen anzugeben.

Aus der Auswertung der 9 × 9-Gitteranlage 1961 (siehe Tab. 4) wird geschlossen, daß in dem für die Untersuchungen benutzten Gewächshaus keine signifikanten Standorteinflüsse auftreten. 1960 waren die Differenzen zwischen den Mittelwerten der vier Rassen signifikant ($P < 0{,}01$) mit Ausnahme des nicht gesicherten Unterschiedes im Merkmal *f* zwischen *1E* und *2E* sowie im Merkmal *k* zwischen *3E* und *4E*. Bis auf die Kombination *1* × *4* traten zwischen reziproken Kreuzungen nur wenige signifikante Differenzen auf, weshalb in die Tabelle 1 nur jeweils eine Kreuzungsrichtung aufgenommen wurde.

Genetische Varianz und Heritabilität. Die genetische Gesamtvarianz der verschiedenen F_2-Nachkommenschaften wurde durch Subtraktion der mittleren phänotypischen Varianz der Eltern und der reziproken F_1-Nachkommenschaften je Kreuzung von der mittleren Varianz der entsprechenden reziproken F_2-Nachkommenschaften erhalten. Die auf diese Weise gewonnenen Werte können infolge der beobachteten Skaleneffekte nur als Anhalt für die genetischen Varianzen und die Heritabilitätswerte dienen.

Als Beispiel sei die Berechnung der genetischen Varianz nach (1b) (Seite 278) und des Heritabilitätswertes nach (2a) (Seite 278) des Merkmals *a* in der Kreuzung 2×3 (Versuch 1960) angegeben:

a) Bestimmung der mittleren phänotypischen Varianz, V_P, der reziproken F_2-Populationen

$$V_P = (96{,}11 + 107{,}38)/2 = 101{,}75$$

(der Wert 96,11 für die Kreuzung 2×3 ist Tabelle 1 entnommen, der Wert 107,38 für die reziproke Kreuzung 3×2 ist in die Tabelle nicht aufgenommen worden).

b) Bestimmung der umweltbedingten Varianz, V_E, als Mittelwert der Varianzen von Eltern und reziproken F_1-Nachkommenschaften

$$V_E = (1{,}76 + 4{,}35 + 8{,}69 + 5{,}57)/4 = 5{,}09.$$

c) Bestimmung der genetischen Varianz, V_G, durch die Subtraktion $V_P - V_E$

$$V_G = 101{,}75 - 5{,}09 = 96{,}66.$$

d) Errechnung der Heritabilität im weiteren Sinne, h^2_G, durch Bildung des Quotienten V_G/V_P

$$h^2_G = 96{,}66/101{,}75 = 0{,}95.$$

Da 1961 und 1962 jeweils nur eine der reziproken F_1-Nachkommenschaften zum Vergleich angebaut worden war, wurde der Wert dieser Nachkommenschaften bei der Ermittlung der umweltbedingten Varianz zweimal in Rechnung gestellt.

In Tabelle 2 sind die genetischen Varianzen, V_G und die Heritabilitätswerte im weiteren Sinne, h^2_G, der Merkmale in den verschiedenen F_2-Populationen zusammengestellt. Der Vergleich der Werte von 2×3 und 2×4 in verschiedenen Jahren zeigt, wie diese Parameter durch die Umweltbedingungen und/oder die zufallsbedingte Streuung beeinflußt werden können.

Wie der Umfang der phänotypischen Varianzen, so nimmt auch der der genetischen Varianzen innerhalb eines Versuchs mit ansteigenden Mittelwerten zu. Die genetischen Varianzen und die Heritabilitätswerte der Merkmale sind in den Heterosiskombinationen größer als in denen ohne Heterosis.

Vergleicht man die einzelnen Merkmale untereinander, so besitzt Merkmal *a*, das Blühalter, durchschnittlich den höchsten Heritabilitätswert, ihm folgt Merkmal *k* bzw. *c* in den Heterosiskombinationen. Die geringsten Heritabilitätswerte weist in allen Nachkommenschaften Merkmal *f*, die Anzahl der Bereicherungstriebe, auf. Vorausgesetzt, daß diesen Werten die Heritabilitätswerte im engeren Sinne größenordnungsmäßig entsprechen, bedeutet das, daß die Selektion auf Merkmal *a* schnelle, auf Merkmal *f* dagegen langsame Fortschritte machen wird, da bei der schwachen Übereinstimmung zwischen Genotyp und Phänotyp von *f* unter den als überlegen selektierten Individuen ein hoher Prozentsatz genetisch nicht überlegener Merkmalsträger zu erwarten ist.

Merkmalskorrelationen. Im Abschnitt „Methoden" wurde darauf hingewiesen, daß die Berechnung linearer Korrelationskoeffizienten voraussetzt, daß die Merkmale annähernd normal verteilt und die Beziehungen zwischen ihnen linear sind und daß ferner die Streuung um die Regressionsgerade in allen Bereichen ungefähr gleich groß ist.

In Abbildung 2 sind für die F_2 aus 3×2 (F_2: 3×2) mit Heterosis und die F_2 aus 2×4 (F_2: 2×4) ohne Heterosis die Werte der Einzelpflanzen in den Merkmalen „Blühalter", *a*, und „Anzahl der Bereicherungstriebe", *f*, eingetragen. Zusätzlich sind die eindimensionale Verteilung jedes Merkmals auf der entsprechenden Koordinatenachse in die Darstellung aufgenommen und die linearen Regressionsgeraden für die Abhängigkeit des Merkmals *f* vom Merkmal *a* eingezeichnet worden.

Es zeigt sich, daß keine der drei Bedingungen voll erfüllt wird: Bereits ohne eine entsprechende statistische Prüfung ist zu erkennen, daß die Merkmale nicht linear verteilt sind, daß die Streuung — gleichgültig, welche Kurve man dem Merkmalsverhalten anpassen würde — in den einzelnen Bereichen dieser Kurve sehr verschieden groß wäre und daß drittens zumindest das Merkmal *a* in 3×2 sicher keiner Normalverteilung folgt. Der hohe Heritabilitätswert dieses Merkmals läßt darauf schließen, daß die verschiedenen Gipfel der Verteilung genetische Ursachen haben. Die auffällige Zweiteilung annähernd im Verhältnis 1 : 1 in der Häufigkeitsverteilung von *a* (2×3) entsprach in den beiden folgenden Jahren eher einer Aufteilung im Verhältnis 1 : 3 (siehe Abb. 5 b). Eine (zufällige?) Einkerbung bei ungefähr gleichem Blühalter ist auch in der Verteilung des Merkmals *a* in der Population 2×4 zu erkennen, jedoch liegt die Mehrzahl der Pflanzen im ersten Häufigkeits-

Tabelle 2

Genetische Varianz und Heritabilität der Merkmale in der F_2

	Nachkommenschaften		Jahr	n	Blühalter *a*		Rosettenblätter *c*		Bereicherungstriebe *f*		Insertionshöhe unterste Schote *i*		Hauptsproßlänge *k*	
					V_G	h^2_G	V_G	h^2_G	V_G	h^2_G	V_G	h^2_G	V_G	h^2_G
F_2:	Enkheim × Catania st.beh.	2×1	1960	150	**5,36**	**0,72**	**1,30**	**0,64**	**0**	**0**	**47,10**	**0,15**	**1935,65**	**0,67**
	Enkheim × Besançon	1×4	1960	148	**11,49**	**0,49**	**3,64**	**0,17**	**0**	**0**	**95,94**	**0,06**	**1893,70**	**0,64**
	Catania st.beh. × Besançon	2×4	1960	149	**26,00**	**0,77**	**23,54**	**0,57**	**0,48**	**0,21**	**2186,71**	**0,67**	**2175,31**	**0,62**
			1961	120	11,92	0,67	7,78	0,40	0	0	559,52	0,34	2200,38	0,72
	Enkheim × Catania w.beh.	1×3	1960	149	**75,75**	**0,96**	**103,43**	**0,93**	**3,26**	**0,62**	**4554,10**	**0,80**	**10 645,20**	**0,93**
	Catania st.beh. × Catania w.beh.	2×3	1960	149	**96,66**	**0,95**	**213,74**	**0,90**	**4,18**	**0,47**	**5588,50**	**0,78**	**4514,81**	**0,80**
			1961	120	103,44	0,93	224,19	0,88	2,18	0,58	3195,92	0,80	2779,08	0,76
			1962	160	70,17	0,89			0,04	0,01				
	Catania w.beh. × Besançon	3×4	1960	146	**138,31**	**0,94**	**363,16**	**0,95**	**6,41**	**0,70**	**3680,81**	**0,77**	**2537,15**	**0,74**

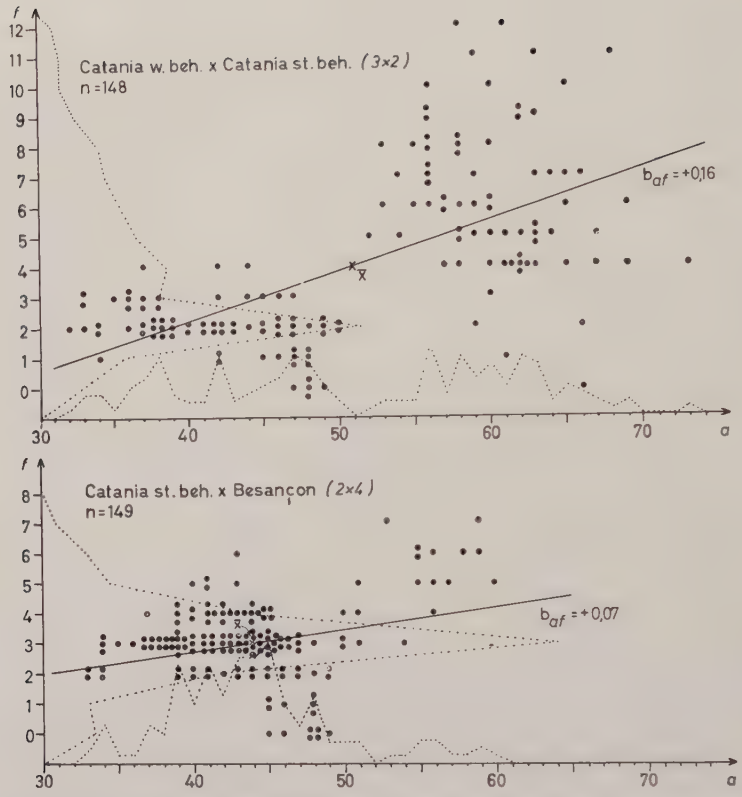


Abb. 2. Beziehungen zwischen dem Blühalter (*a*) und der Anzahl der Bereicherungstriebe (*f*) in der F_2-Generation der Kreuzungen Catania w.beh. × Catania st.beh. und Catania st.beh. × Besançon (Aussaat: 30. März 1960, Gewächshaus). — Punktierte Linien: Eindimensionale Häufigkeitsverteilungen der Merkmale auf den entsprechenden Achsen

maximum. Die hier nicht wiedergegebenen Verteilungen der Merkmale *c* und *i* zeigen in *3* × *2* die Ausbildung zweier Maxima in noch ausgeprägterer Form als Merkmal *a*.

Aus diesen Betrachtungen geht hervor, daß die Berechnung linearer Korrelationskoeffizienten zumindest für die genetisch variierenden F_2-Populationen problematisch ist. Wenn trotzdem nicht nur für die Eltern- und F_1-, sondern auch für die F_2-Generationen und die nicht geprüften Beziehungen zwischen den übrigen Merkmalen lineare Korrelationskoeffizienten berechnet wurden, so kann man sie nur als Anhaltspunkte für die allgemeine Tendenz in diesen Populationen werten. (Die Anwendung linearer Korrelationskoeffizienten auf nicht lineare Beziehungen wird im allgemeinen zu kleineren Koeffizienten führen, als den tatsächlichen Beziehungen zwischen den Merkmalen entsprechen.)

Auf die gleichen Schwierigkeiten stößt die Berechnung der genetischen Korrelationskoeffizienten nach dem Prinzip des Vergleichs zwischen genetisch uniformen und genetisch variablen Nachkommenschaften (siehe Seite 279). Hier läßt sich das Zutreffen der geforderten Voraussetzungen noch schwerer nachweisen, und die Genotyp-Umwelt-Interaktionen bilden einen weiteren Unsicherheitsfaktor bei der Beurteilung dieser Koeffizienten. Deshalb wurde auf ihre Wiedergabe verzichtet.

Tabelle 3

Phänotypische Korrelationen
zwischen den untersuchten Merkmalen in den Elternrassen und ihren Kreuzungsnachkommenschaften
* nicht signifikant (P > 0,05)

Nachkommenschaften		Jahr	n	*a—c*	*a—f*	*a—i*	*a—k*	*c—f*	*c—i*	*c—k*	*f—i*	*f—k*	*i—k*
P: Enkheim	*1E*	1960	48	—0,20*	0,10*	—0,23*	—0,19*	—0,29	0,39	0,27*	0,49	0,14*	0,52
Catania st.beh.	*2E*	1960	50	0,40	0,03*	0,41	0,04*	0,15*	0,69	0,49	0,35	—0,05*	0,42
		1961	40	0,13*	—0,09*	0,19*	—0,26*	0,60	0,83	0,50	0,65	0,44	0,60
		1962	40		—0,12*								
Catania w.beh.	*3E*	1960	50	0,79	0,35	0,55	0,19*	0,55	0,81	0,47	0,72	0,39	0,62
		1961	40	0,64	—0,27*	0,29*	—0,02*	0,15*	0,66	0,47	0,63	0,24*	0,49
		1962	40		— 0,34								
Besançon	*4E*	1960	50	0,91	0,81	0,78	—0,29	0,84	0,79	—0,22*	0,89	—0,22*	0,06*
		1961	40	0,91	0,89	0,70	—0,18*	0,87	0,66	—0,27*	0,80	—0,15*	0,27*
F_1: Enkheim × Catania st.beh.	*1 × 2*	1960	50	0,72	0,26*	0,54	0,52	—0,09*	0,58	0,61	0,32	0,06*	0,58
Enkheim × Besançon	*1 × 4*	1960	49	0,80	0,44	0,65	0,16*	0,72	0,84	0,39	0,87	0,29	0,46
Catania st.beh. × Besançon	*2 × 4*	1960	50	0,86	0,16*	0,46	0,30	0,16*	0,51	0,34	0,70	—0,30	0,21*
		1961	40	0,76	0,31	0,10*	0,15*	—0,12*	0,20*	0,29*	0,57	—0,17*	0,10*
Enkheim × Catania w.beh.	*1 × 3*	1960	50	0,65	0,60	0,70	—0,08*	0,69	0,73	0,13*	0,91	—0,31	—0,10*
Catania st.beh. × Catania w.beh.	*2 × 3*	1960	50	0,82	0,73	0,79	—0,29	0,70	0,74	—0,13*	0,88	—0,38	—0,21*
		1961	40	0,94	0,53	0,42	—0,25*	0,53	0,51	—0,14*	0,61	—0,26*	0,20*
		1962	40		0,87								
Catania w.beh. × Besançon	*3 × 4*	1960	50	0,56	—0,09*	—0,33	—0,22*	0,12*	0,03*	—0,06*	0,33	—0,01*	0,63
F_2: Enkheim × Catania st.beh.	*2 × 1*	1960	150	0,75	0,09*	0,44	0,53	0,10*	0,65	0,75	0,40	0,17	0,59
Enkheim × Besançon	*1 × 4*	1960	148	0,82	0,10*	0,71	0,69	0,19	0,74	0,68	0,44	0,16	0,71
Catania st.beh. × Besançon	*2 × 4*	1960	149	0,88	0,28	0,69	0,26	0,39	0,78	0,38	0,72	0,13*	0,43
		1961	120	0,87	0,09*	0,43	0,18	0,24	0,54	0,36	0,69	0,04*	0,50
Enkheim × Catania w.beh.	*1 × 3*	1960	149	0,81	0,59	0,79	0,72	0,67	0,86	0,75	0,85	0,40	0,71
Catania st.beh. × Catania w.beh.	*2 × 3*	1960	149	0,95	0,63	0,89	0,74	0,63	0,88	0,73	0,73	0,30	0,71
		1961	120	0,95	0,54	0,71	0,52	0,47	0,67	0,54	0,55	—0,02*	0,59
		1962	160		0,67								
Catania w.beh. × Besançon	*3 × 4*	1960	146	0,96	0,70	0,70	0,44	0,69	0,74	0,49	0,72	0,14*	0,60

In Tabelle 3 sind die phänotypischen Korrelationskoeffizienten für die Beziehungen zwischen den verschiedenen Merkmalen in den Eltern und den F_1- und F_2-Nachkommenschaften für den Versuch im Gewächshaus 1960 angegeben und außerdem für die Populationen 2×3 und 2×4 Werte, die in den folgenden Jahren ermittelt wurden. Mit Ausnahme der Unterschiede zwischen den Korrelationskoeffizienten in den reziproken Kreuzungen zwischen *1E* und *4E* ist die Mehrzahl der Differenzen in den anderen reziproken Kreuzungen nicht signifikant, deshalb wurden nur die Koeffizienten jeweils einer Kreuzungsrichtung in die Tabelle aufgenommen. Die unter den Bedingungen im Frühbeetkasten und Lichtkeller am gleichen Material ermittelten Merkmalskorrelationen, auf die in der vorliegenden Untersuchung nicht weiter eingegangen wird, unterscheiden sich in der überwiegenden Mehrzahl nicht signifikant von den im Gewächshaus gefundenen Korrelationen. Beim Vergleich der Merkmalsbeziehungen einer Nachkommenschaft an zwei Standorten treten in der Regel an dem Standort, an dem die Varianz der an der Korrelation beteiligten Merkmale größer ist, auch die höheren Korrelationskoeffizienten auf.

Betrachtet man in Tabelle 3 zunächst die Korrelationskoeffizienten in der genetisch uniformen Eltern- und F_1-Generation, so zeigt sich, daß die Mehrzahl der Merkmale positiv korreliert ist. Zwischen Merkmal *a* und den Merkmalen *f* und *k* sowie zwischen *f* und *k* besteht jedoch in verschiedenen Rassen und Kreuzungen eine Tendenz zu negativen Korrelationen. Vergleicht man die Koeffizienten aus verschiedenen Versuchen miteinander, so zeigt sich, daß die Bedingungen in den Jahren 1961 und 1962 negative Korrelationen zwischen den Merkmalen *a* und *f* begünstigt haben. Insgesamt sind die vorgefundenen negativen Korrelationskoeffizienten nicht sehr hoch und treten vorwiegend bei den Merkmalen auf, zwischen denen in anderen Rassen oder Kreuzungen auch die positiven Korrelationen nicht sehr ausgeprägt sind. Dieses Ergebnis könnte darauf hinweisen, daß es sich hier nur um zufallsbedingte Koeffizienten handelt und eine echte Merkmalskorrelation fehlt.

Eine Ausnahme bildet die Beziehung zwischen *a* und *f*. Hier steht z. B. 1962 in der Kombination 2×3 einer negativen Korrelation zwischen dem Blühalter und der Anzahl der Bereicherungstriebe in den Elternrassen ($r_{2f} = -0{,}12$, $r_{3f} = -0{,}34$) eine hohe positive Korrelation im Heterosis-F_1-Bastard ($r_{F_1} = +0{,}87$) gegenüber. Wie die Ergebnisse der Selektionsexperimente bestätigen konnten, sind diese Merkmale je nach der genetischen Konstitution der Pflanzen negativ oder positiv korreliert.

In der F_2-Generation sind die Korrelationen 1960 ausschließlich positiv und fast immer höher als in der Eltern- und F_1-Generation. Die Koeffizienten werden in der für Mittelwerte und Varianzen typischen Rangfolge größer. Wie die Varianzen des Merkmals *k* und der meisten Merkmale in der Kombination 3×4, so folgen auch die Korrelationen mit diesen Merkmalen der festgestellten Rangordnung nicht. Die Proportionalität zwischen der Größe der Varianz und der der Korrelationskoeffizienten ist recht streng und wurde in schwächerer Ausbildung auch bei der vergleichenden Betrachtung der verschiedenen Versuchsorte gefunden. Verwendet man, ungeachtet der oben angeführten Abweichungen von den für lineare Korrelationskoeffizienten geforderten Voraussetzungen, die statistischen Prüfverfahren für lineare Koeffizienten, so lassen sich die Differenzen zwischen den Koeffizienten des gleichen Merkmalspaares in (gemäß der beobachteten Rangordnung) aufeinander folgenden F_2-Populationen nur in wenigen Fällen sichern. Dagegen sind die Differenzen zwischen den Korrelationskoeffizienten der Populationen mit und der ohne Heterosis zum überwiegenden Teil signifikant.

Erst ein Korrelationskoeffizient von r = 0,70 besagt, daß rund 50% der Variation des einen Merkmals durch die des anderen verursacht wird. Die diesen Wert übertreffenden bzw. ihm am nächsten liegenden Koeffizienten finden sich vorwiegend dann, wenn die Merkmale *c* (Rosettenblattzahl), *a* (Blühalter) und *i* (Insertionshöhe der untersten Schote) an einer Korrelation beteiligt sind. Merkmal *f*, die Anzahl der Bereicherungstriebe, mit der niedrigsten phänotypischen wie genetischen Varianz, weist die geringsten Korrelationen mit allen anderen Merkmalen auf, und die Korrelationskoeffizienten in der F_2-Generation sind meistens nicht sehr viel größer als in der Eltern- und F_1-Generation.

Beurteilung des Ausgangsmaterials

Genotyp-Umwelt-Interaktionen. Von den insgesamt sechs Kreuzungskombinationen, die nach dialleler Kreuzung der vier Rassen von *A. thaliana* erhalten wurden, zeichnen sich alle, an denen die Rasse Catania w. beh. (*3E*) als Kreuzungselter beteiligt ist, durch Heterosis aus. Gegenüber den Populationen ohne Heterosis ist in den Heterosiskombinationen die phänotypische Varianz, die genetische Varianz und die Heritabilität der Merkmale erhöht. Dies kann auf einer größeren Anzahl von wirksamen Faktoren in den Heterosiskombinationen oder auch auf Genotyp-Umwelt-Interaktionen beruhen.

Das Vorkommen von Genotyp-Umwelt-Interaktionen bedeutet, daß die verschiedenen Genotypen ungleichartig auf die Umwelt reagieren. Sie wurden am gleichen Objekt von Dierks (1958) und Seyffert (1960) beobachtet, und es gelang nicht, die beim Blühalter aufgefundene Genotyp-Umwelt-Interaktion in der Kreuzung zwischen den Rassen Bologna und Catania stark behaart durch eine Transformation der Meßwertskala zu beseitigen (Seyffert 1960). In den vorliegenden Untersuchungen wurde auf die Durchführung von Transformationen verzichtet, da diese an sich noch zahlreiche ungelöste Probleme bergen (vgl. Falconer 1960a). Interaktionen werden sich besonders da bemerkbar machen, wo die Differenzen zwischen den Elternmittelwerten bzw. diesen und denen der Heterosis-F_1-Bastarde besonders groß sind. Unter diesen Umständen ist die Berechnung der genetischen Varianzen und der Heritabilitätswerte durch den Vergleich zwischen genetisch variablem und nichtvariablem Material nur mit Einschränkungen gültig, denn es fehlt bei der Ermittlung der umweltbedingten Varianzkomponenten ein Anhalt für die Varianzen der in der F_2 herausspaltenden Neukombinationen. Gleiches gilt für die Kovarianzen, wobei hier die in Abhängigkeit vom Genotyp negativen oder positiven Merkmalsbeziehungen zwischen Blühalter und Anzahl der Bereicherungstriebe als weitere Schwierigkeit hinzukommen.

Da das Variieren zweier Merkmale die Voraussetzung für die Ermittlung einer Korrelation zwischen ihnen ist, jedoch die Größe der Korrelationskoeffizienten prinzipiell nicht von der Höhe der Varianzen abhängig ist, spricht die im Ausgangsmaterial festgestellte Größenzunahme der Korrelationskoeffizienten mit den Varianzen der beteiligten Merkmale dafür, daß sich die Genotyp-Umwelt-Interaktionen auch auf die hier nicht wiedergegebenen Kovarianzen ausgewirkt haben. Die festgestellten Korrelationskoeffizienten können deshalb nicht ohne weiteres in der Weise interpretiert werden, daß die tatsächlichen Beziehungen zwischen zwei Merkmalen bei großen Korrelationskoeffizienten

enger sind als bei vergleichsweise kleineren Koeffizienten. Der Korrelationskoeffizient gibt das Maß der Streuung um die Regressionsgerade (als Maßstab für mehr oder weniger enge Merkmalsbeziehungen) immer nur relativ zur Größe der Variabilität der Merkmale an. Nimmt wie im vorliegenden Fall die Variabilität durch Genotyp-Umwelt-Interaktionen in einer bestimmten Richtung zu, so ist zu erwarten, daß z.B. trotz gleichbleibender Streuung um die Regressionsgerade diese im Verhältnis zur zunehmenden Variabilität der Merkmale relativ geringer erscheint, d.h., daß die Korrelationskoeffizienten größer werden.

Zur Charakterisierung der Merkmalsbeziehungen im vorliegenden Material wäre somit, sofern es sich um lineare Abhängigkeiten handeln würde, eine Angabe der Regressionsgeraden und der entsprechenden Restvarianz besser geeignet gewesen. Da jedoch die Beziehungen zwischen *a* und *f* und weiteren Merkmalen, wie aus dem zweiten Teil der Untersuchungen hervorgeht, nicht linear sind und da der exakte Verlauf der Abhängigkeit nicht ermittelt wurde, kann man aus der Größenzunahme der Korrelationskoeffizienten mit der Varianz nur den Schluß ziehen, daß die Korrelationen zwischen den Einzelwerten im allgemeinen nicht sehr ausgeprägt sind — dies gilt insbesondere für die Merkmale „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" — und daher erst mit zunehmenden Varianzen besser zum Ausdruck gelangen.

Mit Ausnahme der Größenunterschiede der Koeffizienten bestehen in den verschiedenen Merkmalsbeziehungen in den einzelnen F_2-Populationen die gleichen Korrelationstendenzen. Bei der Untersuchung der Korrelationen zwischen neun Merkmalen der Sojabohne fanden ANAND und TORRIE (1963) in drei verschiedenen Rassenkreuzungen gleichfalls sehr ähnliche Korrelationen. Die Kreuzung zwischen den einander ähnlichsten Elternrassen ergab dabei die durchschnittlich niedrigsten Korrelationskoeffizienten. Auch hier müßte geprüft werden, inwieweit dies die Folge einer geringeren Variabilität der Nachkommenschaften dieser Kreuzung ist oder ob tatsächlich schwächere Merkmalsbeziehungen vorliegen.

Auswahl der Populationen und Selektionsmerkmale. Da nach den Untersuchungen von FALCONER (1955 und 1960a) und ZUCKER (1960) die Dominanzbeziehungen zwischen den untersuchten Merkmalen für das Ergebnis von Zwei-Weg-Selektionsexperimenten von Bedeutung sind, wurden zwei in dieser Hinsicht möglichst verschiedenartige Populationen ausgewählt: Catania w. beh. × Catania st. beh. (*3* × *2*) mit Dominanz des hohen Blühalters und Catania st. beh. × Besançon (*2* × *4*) mit partieller Dominanz des geringen Blühalters.

Das Blühalter, d.h. die Länge des Zeitabschnittes zwischen der Aussaat und dem Öffnen der ersten Blüte, ist ein indirektes Maß für den Zeitpunkt der Blühinduktion oder für den Umschlag von der vegetativen in die reproduktive Phase. Da dies ein wichtiges entwicklungsphysiologisches Charakteristikum einer Pflanze ist, wurde das Blühalter in beiden Populationen zum Selektionsmerkmal bestimmt.

Seit der Entdeckung von *A. thaliana* als einem günstigen Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen durch LAIBACH (1943) ist jedoch wiederholt festgestellt worden, daß die Rangordnung verschiedener

Rassen von *A. thaliana* nach steigendem Blühalter unter variierenden Umweltbedingungen nicht erhalten bleibt, wobei besonders Temperatur und Tageslänge von Bedeutung sind (Dierks 1958, Härer 1950, Laibach 1943, 1951, Laibach und Zenker 1954, Napp-Zinn 1957, Zenker 1955 sowie eigene unveröffentlichte Vernalisationsversuche). Die Abhängigkeit der Manifestation der Heterosis von der Temperatur wurde eingehend von Langridge (1962) und der Einfluß der Vernalisation auf die Anzahl der Bereicherungstriebe von Napp-Zinn (1958) untersucht.

Bei *A. thaliana* können also nicht nur die Abstände zwischen den Genotypen, sondern auch die Rangfolge der Genotypen verändert werden, wenn aufeinanderfolgende Generationen unterschiedlichen Umweltbedingungen ausgesetzt sind. Nach den Ausführungen im methodischen Teil würde dies ein Hindernis für die Anwendung der auf Elternnachkommenregressionen beruhenden Verfahren bedeuten. Um Genotyp-Umwelt-Interaktionen dieser Art so weit als möglich zu reduzieren, wurden die Selektionsexperimente jedes Jahr unter den gleichen Standortbedingungen und zur gleichen Jahreszeit geplant und auf die bei *A. thaliana* gegebene Möglichkeit, in einem Jahr mehrere Generationen heranzuziehen, verzichtet.

Untersuchungen von Laibach (1943) und Härer (1950) über die Beziehungen zwischen dem Blühalter und der Anzahl der Rosettenblätter bei *A. thaliana* sowie von Thomas (1960) über Korrelationen zwischen Blühalter und Blattzahl beim Mais sprechen dafür, daß unter gleichbleibenden Umweltbedingungen die stark ausgeprägten Korrelationen dieser Merkmale dadurch verursacht werden, daß sie verschiedene Messungen ein und desselben Merkmals, der Blühinduktion, darstellen. Thomas wendet sich gegen die von Haskell (1959) vertretene Ansicht, wonach jedes der beiden Merkmale unter dem Einfluß verschiedener Polygensysteme stehen soll. Da vermutet wurde, daß bei *A. thaliana* die relativ hohen Korrelationen der genannten Merkmale mit der Insertionshöhe der untersten Schote (die der ersten Blütenanlage entspricht) auch durch die indirekte Messung der Blühinduktion erzeugt werden, kamen die Merkmale „Anzahl der Rosettenblätter" und „Insertionshöhe der untersten Schote" neben dem „Blühalter" nicht als Selektionsmerkmale in Betracht.

Die „Gesamtlänge der Infloreszenz" erschien als Selektionsmerkmal ungeeignet, da der Wachstumsabschluß sehr stark von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängig ist (vgl. auch Müller 1961).

Als zweites Selektionsmerkmal wurde darum die „Anzahl der Bereicherungstriebe" (*f*) ausgewählt. Als eine Teileigenschaft bzw. die morphologische Voraussetzung für die Ausbildung von Bereicherungstrieben wurde die „Anzahl der Stengelblätter" (*f'*) teilweise in die Untersuchungen mit einbezogen. Nur in frühblühenden Pflanzen entspricht die Anzahl der Bereicherungstriebe den vorhandenen Stengelblättern; in spätblühenden Pflanzen (etwa 35 Tage und darüber) sind weitere Faktoren dafür verantwortlich, daß nur ein bestimmter Prozentsatz der Knospen in den Stengelblattachseln Bereicherungstriebe ausbildet (vgl. Untersuchungen von Napp-Zinn 1958 an der spätsommerannuellen Rasse Zürich). Im Hinblick auf die geplanten Selektionsexperimente bedeutet dies aber, daß die Selektion auf wenige Bereicherungstriebe einer Selektion auf wenige Stengelblätter entspricht, also die morphologische Komponente mitbetrifft, während die Selektion auf viele Bereicherungstriebe sich auf die physio-

logische Komponente, nämlich das Austreiben der ruhenden Achselknospen der Stengelblätter, richtet. Dies könnte asymmetrische Antworten auf die Selektion zur Folge haben.

Das Blühalter (*a*) ist in allen Populationen durch einen hohen, die Anzahl der Bereicherungstriebe (*f*) durch den von allen untersuchten Merkmalen niedrigsten Heritabilitätswert gekennzeichnet.

Die im methodischen Teil entwickelten Modelle setzen stets voraus, daß die Merkmalsvariation annähernd einer Normalverteilung folgt, d. h., daß zahlreiche Gene mit vorwiegend additiver, isomerer Wirkung vorliegen und daß epistatische oder komplementäre Genwirkungen vernachlässigt werden können. Somit ergibt sich die Frage, ob das vorliegende Untersuchungsmaterial diesen Voraussetzungen entspricht:

Es wurde bereits darauf hingewiesen, daß in der Population 2×3 die meisten Merkmale nicht normal verteilt sind. Dirks (1958) analysierte die Heterosis im Blühalter in der Kreuzung zwischen den Rassen Enkheim und Catania w. beh. und kam zu dem Ergebnis, daß sie nicht auf Superdominanz, sondern auf dem Zusammenwirken verschiedener dominanter Haupt- und Modifikationsfaktoren beruht. Auch die vorliegenden Untersuchungen machen es wahrscheinlich, daß sogenannte Hauptfaktoren neben quantitativ wirkenden Modifikationsfaktoren die Variabilität des Blühalters und anderer Merkmale beeinflussen. Das Herausspalten von Hauptfaktoren wird als eine Ursache für das Fehlen von Normalverteilungen angesehen. Nach Wricke (1955) können Verteilungen mit mehreren Maxima in der F_2 allerdings auch dann entstehen, wenn sich die Eltern in relativ wenigen quantitativen Genen mit komplementärer oder epistatischer Genwirkung voneinander unterscheiden. — Was die Anzahl der Faktoren, die das Blühalter beeinflussen, anbetrifft, so nimmt Napp-Zinn (1961, 1962) an, daß sich zahlreiche Rassen nur in wenigen das Vernalisationsbedürfnis der Pflanzen regulierenden Genen voneinander unterscheiden.

Aus diesen Feststellungen geht hervor, daß das Verhalten des Merkmals „Blühalter" den von der quantitativen Genetik geforderten Voraussetzungen für die Anwendung der genetischen Modelle nur unvollkommen entspricht. Darauf mag es auch zurückzuführen sein, daß die von Seyffert (1960) vorgenommenen Untersuchungen an Kreuzungen zwischen den Rassen Bologna, Enkheim und Catania stark behaart zu einem unbefriedigenden Ergebnis führten. Seyffert betrachtete die hier untersuchten sowie weitere Merkmale als „mutmaßlich polygen bedingt" und wendete die von Mather (1949) entwickelten Methoden zur Analyse der quantitativen Merkmalsvariation an.

Bereits Kappert (1953) wies darauf hin, daß eine Isomerie der Genwirkung keineswegs immer gegeben ist und daß die quantitative Merkmalsvariation nicht selten durch Haupt- und Nebengene erzeugt wird. Dies scheint besonders für das Blühalter der Pflanzen zuzutreffen, wie Untersuchungen auch an anderen Objekten zeigen konnten (z. B. beim Weizen, Allard und Harding 1963). Da das Blühalter andererseits ein züchterisch viel bearbeitetes Merkmal ist, kann mit den vorliegenden Untersuchungen unter anderem geprüft werden, welche Aussagen über das Merkmalsverhalten die im methodischen Teil angeführten Modelle unter derartigen Bedingungen ermöglichen.

II. Ergebnisse der Selektionsexperimente

Um die Beziehungen zwischen dem „Blühalter" (*a*) und der „Anzahl der Bereicherungstriebe" (*f*) weiter zu analysieren, wurden zwei verschiedene Selektionsexperimente durchgeführt, die sich jeweils über eine Generation erstreckten.

1. Zwei-Weg-Selektion

Bereits im methodischen Teil (Seite 280) ist auf die doppelte Zwei-Weg-Selektion zum Studium des korrelierten Merkmalsverhaltens hingewiesen worden. Durch die Auslese auf maximale und minimale Ausprägung zweier Merkmale erhält man zwei Selektionslinienpaare oder vier Selektionslinien, in denen die Antwort des Selektionsmerkmals, R, und die korrelierte Antwort, CR, der jeweils der Selektion nicht unterworfenen Merkmale ermittelt werden können. Durch den Index *H* bzw. *L* am Symbol des Selektionsmerkmals wird kenntlich gemacht, ob auf maximale (*H*) oder minimale (*L*) Ausprägung ausgelesen wird.

Für die Übereinstimmung des in einer Stichprobe ermittelten Korrelationskoeffizienten mit dem in der Grundgesamtheit vorliegenden Korrelationskoeffizienten besteht bei Stichproben von 40 und 50 Individuen eine ungefähr gleich große Wahrscheinlichkeit, die bei geringerem Probenumfang jedoch schnell abnimmt (nach einer graphischen Darstellung bei Ezekiel und Fox 1961). Deshalb wurden n = 40 Individuen als minimale Nachkommenschaftsgröße bestimmt. Dieser Versuchsgliedumfang sowie der große Arbeitsaufwand, der mit der Bonitur zahlreicher weiterer Merkmale neben den Selektionsmerkmalen verbunden war, erlaubten bei begrenzter Gewächshausfläche die Durchführung von doppelter Zwei-Weg-Selektion, d. h. auf die Merkmale „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" gerichtete Selektion, nur in der F_2: *3 × 2*, während in der F_2: *2 × 4* nur einfache Zwei-Weg-Selektion des Blühalters durchgeführt werden konnte.

Aus der F_2: *3 × 2* (n = 148) wurden je zehn frühblühende (a^L), zehn spätblühende (a^H) sowie zehn Pflanzen mit wenigen (f^L) und zehn Pflanzen mit vielen Bereicherungstrieben (f^H) und aus der F_2: *2 × 4* (n = 149) nur je zehn früh- (a^L) und zehn spätblühende Pflanzen (a^H) ausgelesen. Der Versuch umfaßte neben den durch natürliche Selbstung der ausgelesenen F_2-Pflanzen gewonnenen Selektionslinien, die der F_3-Generation entsprechen, die drei Elternrassen *2E*, *3E* und *4E* sowie die entsprechenden F_1- und F_2-Generationen und Nachkommenschaften von zehn zufällig aus der F_2: *3 × 2* ausgelesenen Pflanzen.

Das Schema auf Seite 295 veranschaulicht die Durchführung der doppelten Zwei-Weg-Selektion in der Population *3 × 2*.

An allen F_3-Pflanzen wurden die Merkmale *a*, *f*, *c*, *i* und *k* bonitiert, so daß jeweils neben der direkten Antwort von *a* bzw. *f* nicht nur die korrelierte Antwort von *f* bzw. *a*, sondern auch die aller anderen untersuchten Merkmale geprüft werden konnte. Die zehn zu einer Selektionslinie gehörenden F_3-Populationen werden außer mit dem Buchstaben des Selektionsmerkmals und dem Index, der die Selektionsrichtung angibt, noch mit den Ziffern von 1 bis 10 gekennzeichnet, so daß z. B. $1a^H$, $2a^H$, ... $10a^H$ die zehn auf späte Blüte selektierten F_3-Populationen bezeichnen.

Um eventuelle Standorteinflüsse soweit als möglich eliminieren zu können, wurde der Versuch als 9 × 9-Gitter angelegt. Die Auswertung dieser Anlage ergab, daß die Block- und

Tabelle 4

Varianztabelle für vier Wiederholungen
(Ausschnitt aus der
(Verkürzte Darstellung für *c*, *f*, *i*, und *k*)

Streuungsursache	FG	Blühalter *a*			Rosettenblätter *c*	
		SQ	MQ	F	MQ	F
Wiederholungen	3	1 973	657,7	<1 n. s.	2 531,0	1,2 n. s.
Blocks	32	18 223	569,5	<1 n. s.	1 498,6	< 1 n. s.
Prüfglieder	80	2 644 690	33 058,6	38,1***	77 601,8	35,6***
Fehler	208	180 295	866,8		2 181,3	
Gesamt	323	2 845 181				

Wiederholungsvarianz bei hochsignifikanten Differenzen zwischen den Versuchsgliedern für keins der Merkmale signifikant größer war als die Fehlervarianz (Ausnahme: Wiederholungsvarianz des Merkmals *k*) (Tab. 4). Dies beweist die Ausgeglichenheit der Umweltbedingungen dieses Standortes, und eine Korrektur der Werte war deshalb nicht notwendig.

Antworten auf die Selektion. In Tabelle 5 sind neben den Selektionsdifferentialen und -intensitäten die Antworten des jeweiligen Selektionsmerkmals sowie die der mit ihm korrelierten Merkmale aufgeführt. Zur Kennzeichnung der Richtung, in welcher der Mittelwert der F_3-Populationen einer Selektionslinie von dem in Tabelle 1 angegebenen F_2-Mittelwert abweicht, sind die Antworten auf die Selektion mit einem Vorzeichen sowie einer Angabe über die Signifikanz der Abweichung versehen.

Als Beispiel für die Berechnung von Selektionsdifferential, -intensität und Antwort auf die Selektion nach den auf Seite 280 gegebenen Definitionen sei die Ermittlung der Schätzwerte dieser Parameter für das Blühalter (*a*) bei der Selektion auf späte Blüte in der F_2: 2×4 angeführt:

a) Bestimmung des mittleren Blühalters der zehn selektierten F_2-Pflanzen (1960) bzw. ihrer zehn F_3-Nachkommenschaften (1961):

	Blühalter (Tage)	
	selektierte F_2-Pflanzen	Mittelwerte F_3-Populationen
$1a^H$	55	52,50
$2a^H$	55	44,35
$3a^H$	56	46,18
$4a^H$	60	48,73
$5a^H$	58	46,68
$6a^H$	59	49,53
$7a^H$	59	51,53
$8a^H$	53	48,48
$9a^H$	56	41,28
$10a^H$	56	45,25
	567 : 10 = 56,70	474,51 : 10 = 47,45

b) Berechnung des Selektionsdifferentials, S, bzw. der Antwort auf die Selektion, R, durch Bildung der Differenz zwischen den F_2-Mittelwerten 1960 bzw. 1961 (siehe Tab. 1) und den unter a) berechneten Blühaltermittelwerten

$S = 56{,}70 - 43{,}88 = +12{,}82$

$R = 47{,}45 - 36{,}88 = +10{,}57$

Tabelle 4

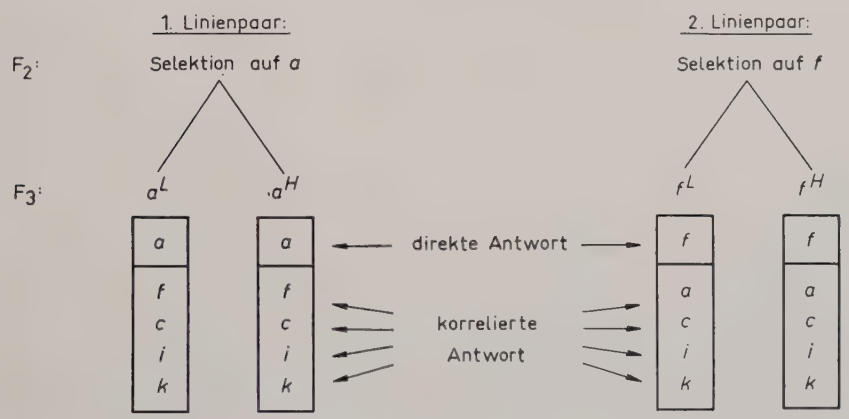
der 9×9-Gitteranlage
Gesamtverrechnung)
n.s. = nicht signifikant, * P ⩽ 0,05, ** P ⩽ 0,01, *** P ⩽ 0,001

Bereicherungstriebe *f*		Insertion unterste Schote *i*		Hauptsproßlänge *k*	
MQ	F	MQ	F	MQ	F
99,7	1,8 n. s.	119,3	< 1 n. s.	1441,7	3,6*
48,2	< 1 n. s.	339,4	< 1 n. s.	576,8	1,4 n. s.
9 219,7	163,2***	7 682,6	21,9***	7152,4	17,8***
56,5		349,3		401,3	

(da die selektierten Pflanzen bzw. ihre Nachkommenschaften die F_2-Mittelwerte übertreffen, werden Selektionsdifferential und Antwort auf die Selektion mit einem positiven Vorzeichen versehen).

c) Berechnung der Selektionsintensität, i, aus dem Quotienten S/σ_P:
$i = 12{,}82 / \sqrt{30{,}46} = 2{,}21$.

Schema zur Zwei-Weg-Selektion



An der Verteilung der Vorzeichen in der Tabelle 5 läßt sich erkennen, daß die Selektion alle Merkmale (abgesehen von *k*) wenn auch nicht immer statistisch gesichert, so doch so verändert hat, wie dies nach den in der F_2 festgestellten positiven Korrelationen zu erwarten war: Führt die Antwort des Selektionsmerkmals auf die Auslese über den F_2-Mittelwert hinaus (+) bzw. ist sie niedriger (—) als dieser, so liegt auch die korrelierte Antwort über bzw. unter dem entsprechenden Mittelwert. Ein Vergleich der positiven und negativen Abweichungen zeigt, inwieweit die Reaktion auf die Selektion symmetrisch erfolgt ist. Dazu ist in der mit „Asym." gekennzeichneten Zeile der Tabelle 5 angegeben, welche statistische Bedeutung den vorhandenen Differenzen zukommt.

Tabelle 5

Selektionsdifferentiale und -intensitäten
sowie Antworten der Selektions- und korrelierten Merkmale auf die Selektion
n.s. = nicht signifikant. * $P \leq 0{,}05$, ** $P \leq 0{,}01$, *** $P \leq 0{,}001$

Population	Selektionsrichtung	Selektionsdifferential	Selektionsintensität	Antworten der Selektionsmerkmale		korrelierte Antworten							
				R	V	CR	V	CR	V	CR	V	CR	V
				Blühalter		Rosettenblätter		Bereicherungstriebe		Insertion unterste Schote		Hauptsproßlänge	
	a^H	+15,82	1,53	+11,19***	18,58	+21,22***	72,65	+0,08 n.s.	0,28	+15,87*	366,53	+40,55***	856,46
	a^L	−16,28	1,57	−15,39***	8,78	−19,87***	2,65	−1,33***	0,44	−75,40***	1 059,26	−70,66***	1549,05
	Asym.	n.s.		*		n.s.		***		***		n.s.	
3 × 2				Bereicherungstriebe		Rosettenblätter		Blühalter		Insertion unterste Schote		Hauptsproßlänge	
	f^H	+5,81	2,07	+0,79**	0,81	+ 4,92*	29,74	+4,07**	15,94	+13,66 n.s.	585,50	−13,94 n.s.	344,71
	f^L	−3,49	1,24	−0,62*	0,66	−11,92***	37,61	−6,91***	22,56	−22,30 n.s.	1 777,70	−21,50*	1089,00
	Asym.	***		n.s.		*		n.s.		n.s.		n.s.	
				Blühalter		Rosettenblätter		Bereicherungstriebe		Insertion unterste Schote		Hauptsproßlänge	
	a^H	+12,82	2,21	+10,57***	11,54	+12,23***	27,34	+1,29**	2,39	+39,94***	639,55	− 6,18 n.s.	1 054,62
2 × 4	a^L	− 9,18	1,67	− 1,23 n.s.	7,72	− 2,03**	3,58	− 0,41**	0,07	−31,84***	331,65	−28,95***	332,11
	Asym.	**		***		***		n.s.		n.s.		n.s.	

Ein exakter Vergleich der Selektionslinien setzt jedoch die Anwendung gleicher Selektionsintensitäten voraus. Deshalb sind auf der linken Seite der Tabelle 5 für die Selektionsmerkmale Selektionsdifferential und -intensität angegeben sowie in der Zeile „Asym." ein Hinweis auf die Signifikanz der Differenzen zwischen *H*- und *L*-Selektionsrichtung. Danach liegen bei der Selektion auf *f* in 3×2 und auf *a* in 2×4 signifikant verschiedene Selektionsdifferentiale vor, nicht aber bei der Selektion auf *a* in 3×2, obwohl gerade in diesem Linienpaar die auffallendsten Differenzen zwischen beiden Selektionsrichtungen auftreten: Bis auf die Merkmale *c* und *k* reagierten alle Merkmale in der a^L-Linie stärker auf die Selektion als die in der a^H-Linie. Bei der auf *f* gerichteten Selektion liegt nur zwischen den korrelierten Antworten des Merkmals *c* eine schwach gesicherte Differenz vor, die sich aber kaum mit unterschiedlichen Selektionsintensitäten erklären läßt, da sich die größere korrelierte Antwort im Gegensatz zur Erwartung in der f^L-Linie mit der geringeren Selektionsintensität findet.

Im Gegensatz zum Selektionsergebnis in 3×2 hat die Selektion auf *a* in 2×4 einen größeren Erfolg in der a^H-Linie gehabt, letzteres in Übereinstimmung mit der höheren Selektionsintensität in dieser Linie. Die Selektion auf a^L hat in 2×4 noch nicht einmal eine signifikante Antwort des Selektionsmerkmals erzielt.

Insgesamt sind in allen Linien sehr ähnliche Selektionsintensitäten angewendet worden, so daß die Linien miteinander verglichen werden können und die beobachteten Asymmetrien auf andere Ursachen zurückgeführt werden müssen. Die in beiden Populationen durchgeführte Selektion war in 3×2 etwas wirksamer, wenn man von den Asymmetrien absieht. Vergleicht man die *a*- und *f*-Linien aus 3×2 miteinander, so ist die Überlegenheit der Selektion auf *a* nicht zu verkennen. Dies ist nach dem Vergleich der Heritabilitätswerte beider Merkmale nicht anders erwartet worden (vgl. S. 284). Infolge der niedrigen direkten Antwort von *f* sind auch die korrelierten Antworten in den *f*-Linien klein oder nicht signifikant. Es ist sogar die korrelierte Antwort von *f* in der a^L-Linie größer als die direkte Antwort von *f* in jeder der beiden *f*-Selektionslinien. Bei der Betrachtung der Beziehungen zwischen den Merkmalen *a* und *f* wird die Asymmetrie zwischen den *a*-Linien (3×2) besonders deutlich, denn im Gegensatz zu der hohen korrelierten Antwort in der a^L-Linie fehlt in der a^H-Linie eine korrelierte Antwort von *f* überhaupt.

Wichtig für den Vergleich sowohl direkter als auch korrelierter Antworten in verschiedenen Selektionsrichtungen ist neben gleichen Selektionsintensitäten die Brauchbarkeit der verwendeten F_2-Populationen zu Kontrollen.

Da die Antwort auf die Selektion als Mittelwert von zehn Populationen berechnet wird, sind in Tabelle 5 für jeden Wert die Varianzen angegeben worden. Diese sind infolge der Genotyp-Umwelt-Interaktionen sowie der Asymmetrien je nach der Selektionsrichtung verschieden groß.

Korrelationen und Regressionsbeziehungen zwischen F_3-Populationen. In den Abbildungen 3a, b und c ist das Selektionsergebnis graphisch dargestellt worden. Im Gegensatz zu Tabelle 5 kann ihnen jeder einzelne F_3-Mittelwert und die Verteilung der zehn zu einer Selektionslinie gehörenden Werte entnommen werden. In den drei Darstellungen wurde das Selektionsmerkmal jeweils auf der Abszisse, die damit korrelierten Merkmale auf den Ordinaten aufgetragen. Auf die Darstellung für Merkmal *k* wurde verzichtet. In jeder Merkmalskombination sind die *L*-Linien durch Dreiecke, die *H*-Linien

durch Kreise gekennzeichnet, so daß auch bei Überlappung der Punkteschwärme eines Selektionslinienpaares die zu einer Selektionsrichtung gehörenden F_3-Populationen erkennbar bleiben. Für die korrelierten Merkmale wurden die Regressionen auf das Selektionsmerkmal berechnet und für jede Selektionslinie die entsprechende Regressionsgerade in die Darstellung eingetragen. Der Vermerk „Diff. b_1-b_2" in jedem Korrelationsdiagramm gibt an, welche statistische Bedeutung den Unterschieden zwischen den Regressionskoeffizienten zukommt. Außerdem wurden die linearen Korrelationskoeffizienten für die Beziehungen zwischen selektierten und korrelierten Merkmalen berechnet und in die Darstellungen eingetragen.

Die Abbildungen 3 a, b und c veranschaulichen die Korrelationen und Regressionsbeziehungen zwischen den Merkmalsmittelwerten der F_3-Populationen. Aus ihnen geht hervor, daß die zehn Populationen einer Selektionslinie in den meisten Korrelationsdiagrammen um eine Gerade streuen mit je nach der Selektionsrichtung verschiedenem Neigungswinkel.

Durch die Betrachtung der Ergebnisse an Hand der Beziehungen zwischen den Mittelwerten können so die Schwierigkeiten umgangen werden, die sich aus den nichtlinearen Beziehungen zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben und der fehlenden Normalverteilung der Einzelwerte im ersten Teil der Untersuchungen ergeben hatten: Die F_3-Mittelwerte sind in den einzelnen Selektionslinien annähernd linear und normal verteilt und streuen gleichmäßig um die entsprechenden Regressionsgeraden. Dabei darf nicht außer acht gelassen werden, daß bei der Betrachtung der Mittelwerte anstelle der Einzelwerte die Regressionskoeffizienten wohl dieselben bleiben, die Korrelationen dagegen enger erscheinen.

Der Vergleich der Regressionsbeziehungen zeigt, daß ein Teil der asymmetrischen korrelierten Antworten auf die Selektion sich durch die unterschiedlichen Regressions- und Korrelationsbeziehungen zwischen selektierten und korrelierten Merkmalen erklären läßt, denn in jeder der dargestellten Merkmalsbeziehungen findet sich beim Vergleich der *H*- mit der *L*-Linie eines Linienpaares stets in der Linie mit dem höheren Regressionskoeffizienten auch die größere korrelierte Antwort.

Da in den Mittelwerten die umweltbedingte Variabilität weitgehend ausgeschaltet ist, kann aus den vorgefundenen Beziehungen auf teilweise recht enge genetische Korrelationen zwischen den Merkmalen in den Selektionslinien geschlossen werden. Die je Selektionsrichtung verschiedenen Regressionen beweisen, daß zwischen zahlreichen Merkmalen in den Ausgangspopulationen keine linearen Beziehungen vorgelegen haben können.

Wie der Vergleich der *a*- und *f*-Selektionslinien aus 3×2 zeigt, hängt die Asymmetrie der korrelierten Antworten bei enger Korrelation und hoher Heritabilität des Selektionsmerkmals zunächst von den Symmetrieverhältnissen der direkten Antworten ab. Wenn lineare Beziehungen zwischen den selektierten und korrelierten Merkmalen fehlen, ist die Asymmetrie der korrelierten Antwort außerdem von den je nach der Selektionsrichtung verschiedenen Beziehungen zwischen den Merkmalen abhängig, die durch die unterschiedlichen Regressionskoeffizienten zum Ausdruck gelangen. Der Unterschied zwischen den beiden Populationen besteht darin, daß in 3×2 die größeren Regressionskoeffizienten bzw. korrelierten Antworten in den *L*-Linien, in 2×4 in den *H*-Linien gefunden wurden. Eine Abweichung von diesem Verhalten bildet die

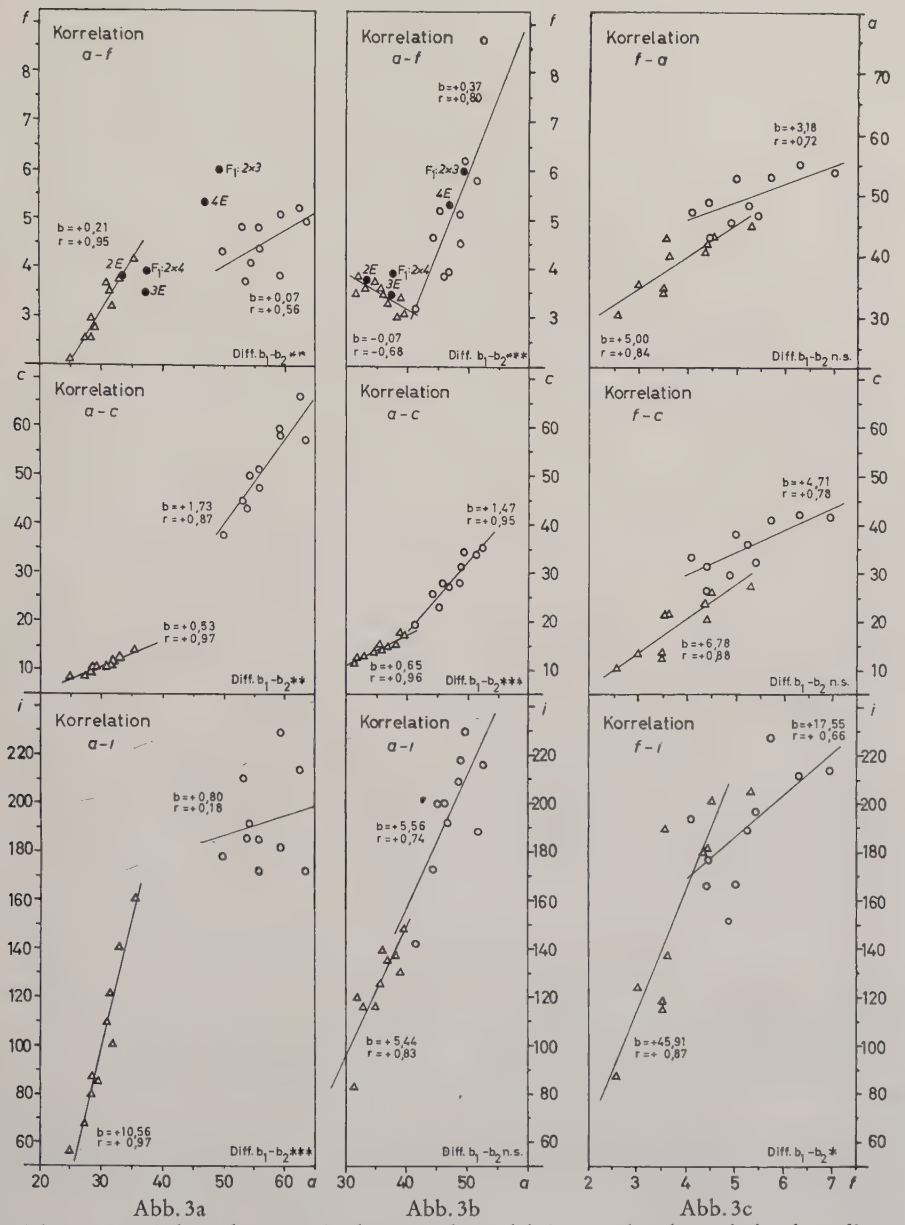


Abb. 3a Abb. 3b Abb. 3c

Beziehungen zwischen den F_3-Mittelwerten der Selektionsmerkmale und der korrelierten Merkmale nach der Zwei-Weg-Selektion (Erläuterungen im Text).

Abb. 3a. Population *3* × *2*, Selektion auf Merkmal *a*

Abb. 3b. Population *2* × *4*, Selektion auf Merkmal *a*

Abb. 3c. Population *3* × *2*, Selektion auf Merkmal *f*

n.s. = nicht signifikant, * $P \leqslant 0{,}05$, ** $P \leqslant 0{,}01$, *** $P \leqslant 0{,}001$

Beziehung zwischen den Merkmalen *a* und *c* in *3* × *2*: Hier treten der größere Regressionskoeffizient und die größere (nicht signifikante) korrelierte Reaktion in der *H*-Linie auf, trotz der höheren direkten Antwort auf die Selektion in der *L*-Linie.

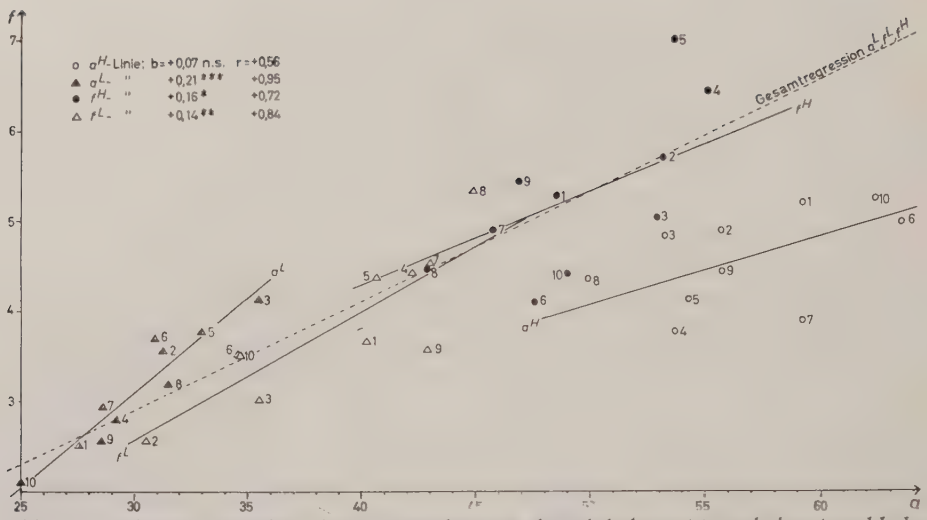


Abb. 4. Beziehungen zwischen den F_3-Mittelwerten des Blühalters (*a*) und der Anzahl der Bereicherungstriebe (*f*) in den Selektionslinien aus *3 × 2* nach der doppelten Zwei-Weg-Selektion

Beim Vergleich der beiden Populationen verdienen die Beziehungen zwischen „Blühalter" und „Bereicherungstrieben" (vgl. die obersten Korrelationsdiagramme von Abb. 3a und 3b) besondere Beachtung: Während die Merkmalsmittelwerte der frühblühenden Nachkommenschaften aus *3 × 2* einerseits eng positiv korreliert sind, liegt andererseits zwischen denen aus *2 × 4* eine hohe negative Korrelation vor. Bei den spätblühenden Nachkommenschaften besteht zwischen den Merkmalsmittelwerten aus *3 × 2* kein statistisch signifikanter Zusammenhang, hingegen sind bei denen aus *2 × 4* Blühalter und Bereicherungstriebe positiv korreliert.

Der Vergleich zeigt, daß sich diese beiden Kreuzungskombinationen — soweit sie durch die verschiedenen Teilpopulationen repräsentiert werden — nicht nur in den Beziehungen zwischen *a* und *f*, sondern auch zwischen *a* und *i* deutlich voneinander unterscheiden. Dabei handelt es sich nicht nur um graduelle Unterschiede infolge von Genotyp-Umwelt-Interaktionen, wie dies vielleicht nach den Beobachtungen am Ausgangsmaterial gefolgert werden könnte, sondern bei der Korrelation zwischen *a* und *f* sind die Merkmale in den frühblühenden Nachkommenschaften von *3 × 2* und von *2 × 4* gegensinnig korreliert.

Vergleich der direkten und der korrelierten Antworten. Die doppelte Zwei-Weg-Selektion in *3 × 2* ermöglicht den Vergleich zwischen den direkten und den korrelierten Antworten der Merkmale „Blühalter" bzw. „Anzahl der Bereicherungstriebe".

Zu diesem Zweck wurden die F_3-Mittelwerte der beiden Merkmale in den a^L-, a^H-, f^L- und f^H-Linien in Abbildung 4 gemeinsam dargestellt, und für jede Linie die Regressionsgerade für die Regression von *f* auf *a* sowie eine Gesamtregressionsgerade für alle Werte außer denen der a^H-Linie eingetragen.

Aus Abbildung 4 geht hervor, daß mit Ausnahme der a^H-Linie, welche infolge der fehlenden korrelierten Antwort von *f* vom Verhalten der anderen

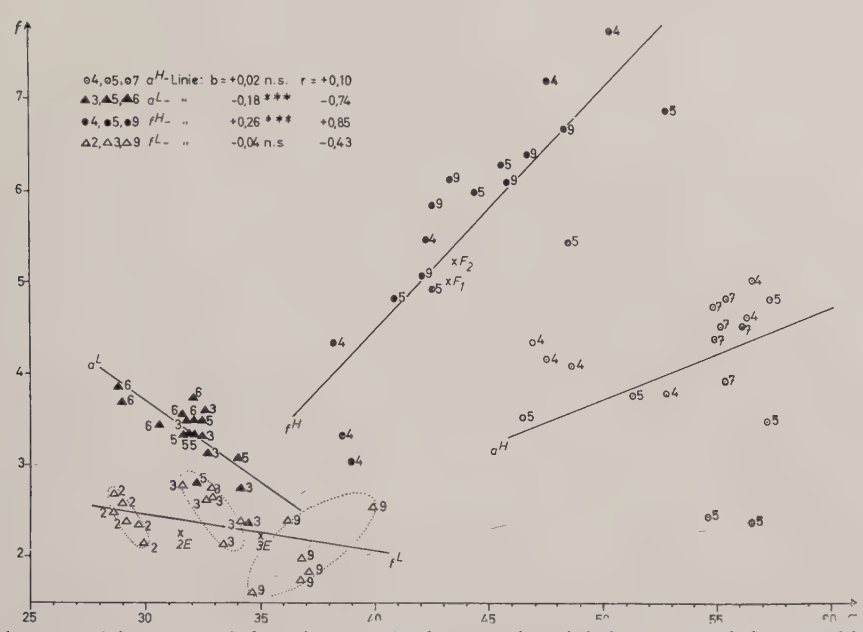


Abb. 5a. Beziehungen zwischen den F_4-Mittelwerten des Blühalters (*a*) und der Anzahl der Bereicherungstriebe (*f*) in den Selektionslinien aus *3* × *2* nach der Selektion von Regressionsabweichern

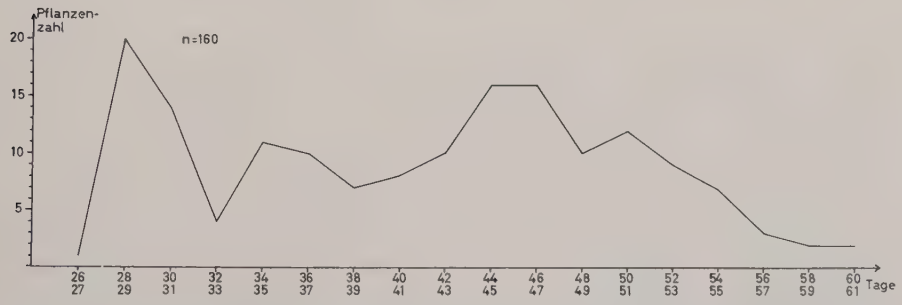


Abb. 5b. Häufigkeitsverteilung des Blühalters (*a*) in der F_2 aus der Kreuzung Catania w.beh. × Catania st.beh. (*3* × *2*). (Aussaat: 9. April 1962, Gewächshaus)

Selektionslinien abweicht, die Merkmalsmittelwerte einer positiven, annähernd linearen Beziehung gehorchen. Wie bei den spätblühenden Pflanzen, so stimmen jedoch auch in dem Bereich des Diagramms, in dem die frühblühenden Nachkommenschaften liegen, die direkten und korrelierten Antworten nicht überein: Die Nachkommenschaften der f^L-Linie blühen im Vergleich zu denen der a^L-Linie nicht nur später, sondern bilden bei gleichem Blühalter weniger Bereicherungstriebe als diese aus.

Durch die doppelte Zwei-Weg-Selektion konnte damit nachgewiesen werden, daß dem Verhalten der beiden betrachteten Merkmale in der Ausgangspopulation *3* × *2* keine strenge Korrelation zugrunde gelegen haben kann, denn die Selektion hat je Selektionsrichtung zu zwei verschiedenen Teilpopulationen geführt. Eine ähnliche Feststellung kann für die Population *2* × *4* nicht getroffen werden, da hier nur einfache Zwei-Weg-Selektion stattgefunden hat.

Analyse der Korrelationen zwischen den Selektionsmerkmalen in verschiedenen Selektionslinien. Die Auswertung der 9×9-Gitteranlage (S. 293) hat keine signifikanten Umwelteinflüsse im Bereich der Versuchsfläche aufgewiesen. Da angenommen werden kann, daß dies auch für die unter den gleichen Bedingungen 1960 und 1962 durchgeführten Versuche zutrifft, sind in den untersuchten Populationen keine durch unterschiedliche Standorteinflüsse erzeugten Korrelationen zu erwarten. Die zwischen den verschiedenen Merkmalen aufgefundenen Korrelationen stellen somit die genetisch bedingte Reaktion der Populationen auf die herrschenden Umweltbedingungen dar.

Gemäß der Definition eines Korrelationskoeffizienten ist im statistischen Sinne eine genetische Korrelation jedoch nur dort möglich, wo die beiden an einer Korrelation beteiligten Merkmale genetische Varianz aufweisen. Die auf der genetischen Variabilität beruhende Abhängigkeit der Merkmale wird in den vorliegenden Untersuchungen als „genetische Korrelation im engeren Sinne" bezeichnet. Sie entspricht der im methodischen Teil als „genetische Korrelation" bezeichneten Korrelationskomponente und kann mit den dort angegebenen Verfahren ermittelt werden. Ihr wird hier die „physiologische (genetische) Korrelation" gegenübergestellt als diejenige genetische Korrelation, die z. B. in reinen Linien auftritt, wo keines der beteiligten Merkmale genetisch variiert. Auch die in spaltenden Nachkommenschaften auftretenden Korrelationen, bei denen nur eines der beteiligten Merkmale genetisch variiert, sind in diesem Sinne als physiologische Korrelationen anzusehen. Im Gegensatz zur genetischen Korrelation im engeren Sinne ist die physiologische Korrelation durch Selektionsmaßnahmen nicht zu beeinflussen. Damit sich eine genetische Korrelation im engeren Sinne gegenüber einer physiologischen Korrelation durchsetzen kann, ist nicht nur genetische Varianz, sondern auch eine gewisse Heritabilität bei den beteiligten Merkmalen erforderlich.

An Hand der so gewonnenen Unterscheidungsmöglichkeiten zwischen verschiedenen genetischen Korrelationsursachen sollen die Merkmalsbeziehungen in den einzelnen Selektionslinien analysiert werden.

Durch den Vergleich der Varianzen zwischen den F_3-Mittelwerten einer Selektionslinie mit den Varianzen innerhalb der F_3-Populationen wurde zunächst an Hand einfacher Varianzanalysen geprüft, ob die untersuchten Merkmale über genetische Varianz verfügen. Die berechneten Varianzkomponenten dienten der Ermittlung der Heritabilitätswerte im weiteren Sinne für die Merkmale *a* und *f* in den Selektionslinien (Tab. 6).

Als Beispiel sei die Berechnung der Heritabilität des Blühalters (*a*) in der a^L-Linie aus 3×2 angeführt:

a) Berechnung der genetischen Varianz, V_{F_3}, der Selektionslinie aus den Varianzkomponenten nach

$$V_{F_3} = \frac{MQ_{F_3} - MQ_R}{40}$$

wobei vernachlässigt wird, daß einige der F_3-Populationen statt 40 nur 39 Versuchspflanzen enthielten:

$$V_{F_3} = \frac{244{,}66 - 6{,}37}{40} = 5{,}96.$$

Tabelle 6

Varianztabelle

der Selektionslinien aus *3 × 2* und *2 × 4* mit Angabe der h^2_G-Werte

n.s. = nicht signifikant, * P ⩽ 0,05, ** P ⩽ 0,01, *** P ⩽ 0,001

Population	Selektionslinie	Streuungsursache	FG	Blühalter				Bereicherungstriebe			
				SQ	MQ	F	h^2_G	SQ	MQ	F	h^2_G
3 × 2	a^H	F_3-Population	9	226,32	25,15	< 1 n.s.	– 0,02	51,57	5,73	2,44**	0,03
		Rest	388	47 367,80	122,08			913,57	2,35		
		Gesamt	397	47 594,12	119,88			965,14	2,43		
	a^L	F_3-Population	9	2 201,97	244,66	38,41***	0,51	131,26	14,58	22,78***	0,36
		Rest	389	2 478,82	6,37			248,97	0,64		
		Gesamt	398	4 680,79	11,76			380,23	0,96		
	f^H	F_3-Population	9	3 683,92	409,32	4,22***	0,08	257,70	28,63	7,09***	0,13
		Rest	389	37 716,07	96,96			1 569,72	4,04		
		Gesamt	398	41 399,99	104,02			1 827,42	4,59		
	f^L	F_3-Population	9	6 307,26	700,81	76,76***	0,35	217,17	24,13	7,45***	0,14
		Rest	389	3 550,32	9,13			1 260,55	3,24		
		Gesamt	398	19 857,58	49,89			1 477,72	3,71		
2 × 4	a^H	F_3-Population	9	4 155,88	461,76	29,93***	0,44	861,17	95,69	27,58***	0,42
		Rest	390	6 019,02	15,43			1 354,97	3,47		
		Gesamt	399	10 174,90	25,50			2 216,14	5,55		
	a^L	F_3-Population	9	1 654,11	183,79	14,25***	0,25	12,80	1,42	1,23 n.s.	0,01
		Rest	389	5 017,35	12,90			445,67	1,15		
		Gesamt	398	6 671,46	16,76			458,47	1,15		

b) Berechnung der Heritabilität im weiteren Sinne, h^2_G, durch Bildung des Quotienten aus V_{F_3} und der Gesamtvarianz, $MQ_{Ges.}$:

$$h^2_G = \frac{5{,}96}{11{,}76} = 0{,}51.$$

Wie aus Tabelle 6 hervorgeht, sind, bis auf den Heritabilitätswert von *f* in der a^H-Linie aus 2×4, alle anderen h^2_G-Werte im Vergleich zu den in den Ausgangspopulationen festgestellten Werten kleiner geworden. Beim Vergleich zwischen den *H*- und *L*-Linien eines Merkmals treten in 3×2 die höheren Heritabilitäten in den *L*-Linien, in 2×4 dagegen in den *H*-Linien auf.

Bis auf die Selektionslinien a^H aus 3×2 und a^L aus 2×4 weisen alle anderen Selektionslinien in beiden Merkmalen genetische Varianzen auf. Die Heritabilitätswerte in den beiden genannten Linien ohne nachweisbare genetische Varianz sind gleich Null zu setzen (negative Variabilität nicht möglich!). Auch die Merkmale *f* in der a^H-Linie und *a* in der f^H-Linie aus 3×2 sind durch sehr niedrige Heritabilitätswerte gekennzeichnet.

Nach diesem Befund können genetische Korrelationen im engeren Sinne zwischen dem Blühalter und den Bereicherungstrieben in der a^L-Linie aus 2×4 sowie den a^H- und f^H-Linien aus 3×2 nicht nachgewiesen werden. Gemäß den obigen Definitionen beruhen die in diesen Linien gefundenen Merkmalsbeziehungen auf physiologischen Korrelationen.

In die Abbildungen 3 a und 3 b sind in die Korrelationsdiagramme *a*—*f* die Mittelwerte der Elternrassen und der beiden F_1-Generationen eingetragen worden. Die Rassen *2E* und *3E* und die $F_1 : 2 \times 4$ haben im Korrelationsdiagramm etwa die gleiche Lage wie die Populationen der a^L-Linie aus 2×4 (Abb. 3 b) und weisen wie letztere negative Korrelationen zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben auf ($r_{2E} = -0{,}09$, $r_{3E} = -0{,}27$, $r_{F_1 : 2x4} = -0{,}31$, $r_{a^L\text{-Linie}} = -0{,}68$; die Korrelationen innerhalb der einzelnen Populationen aus a^L sind Tab. 7 zu entnehmen). Daraus wird geschlossen, daß in diesem Bereich des Korrelationsdiagramms Populationen mit vergleichbarer Lage, d. h. mit einem mittleren Blühalter von ungefähr 35 Tagen, ähnliche physiologische Korrelationen aufweisen, die in diesem Fall zu negativen Beziehungen zwischen den Merkmalen geführt haben.

Die Populationen der a^L- und f^L-Linien aus 3×2 variieren um ein Blühalter von etwas weniger als 35 Tagen. Nimmt man an, daß auch in diesem Bereich des Korrelationsdiagramms die physiologischen Korrelationen negativ sind, so müßten die gefundenen positiven Merkmalsbeziehungen in diesen Linien als der Ausdruck einer Wechselwirkung zwischen einer physiologisch bedingten negativen und einer genetisch bedingten positiven Korrelation interpretiert werden. Da die Merkmale in beiden Linien eine gewisse Heritabilität aufweisen, wäre es denkbar, daß sich eine den physiologischen Tendenzen entgegenwirkende genetische Korrelation durchsetzen kann.

Die Populationen der f^H-Linie aus 3×2 und der a^H-Linie aus 2×4 liegen im gleichen Bereich des Korrelationsdiagramms wie die Rasse *4E* und die $F_1 : 2 \times 3$. Sofern auch hier die physiologischen Korrelationen in einander benachbarten Populationen gleichsinnig verlaufen, kann aus den Merkmalskorrelationen der Rasse *4E* ($r = +0{,}53$) und der $F_1 : 2 \times 3$ ($r = +0{,}91$) auf relativ hohe positive physiologische Korrelationen in den beiden genannten Linien

geschlossen werden. Der niedrige h^2-Wert von *a* in der f^H-Linie weist darauf hin, daß die hier beobachtete positive Korrelation allein physiologischer Natur ist, während die positive Korrelation in der a^H-Linie (2×4) infolge der höheren h^2-Werte beider Merkmale der Ausdruck sowohl einer nur physiologischen als auch einer genetisch und physiologisch bedingten Korrelation sein kann.

Im Bereich der Populationen der a^H-Linie aus 3×2 fehlt eine genetisch uniforme Vergleichspopulation zur Abschätzung der physiologischen Korrelationstendenz. Aus der fehlenden bzw. sehr geringen genetischen Varianz der Merkmale und der nicht signifikanten Regression zwischen den Mittelwerten dieser Populationen kann geschlossen werden, daß die Merkmale hier weder durch physiologische noch genetische Faktoren nennenswert korreliert sind. Dafür sprechen auch die niedrigen Korrelationskoeffizienten innerhalb der einzelnen zu dieser Linie gehörenden F_3-Populationen (Tab. 7).

In Tabelle 7 sind die Koeffizienten der Korrelationen zwischen Blühalter und Anzahl

Tabelle 7

Varianz des Blühalters (V_a) und der Bereicherungstriebe (V_f) und Korrelationen (r) zwischen diesen Merkmalen innerhalb der F_3-Populationen der verschiedenen Selektionslinien

(* $P \ll 0{,}05\%$)

Population	3×2									2×4								
Selektionslinie	a^H			a^L			f^H			f^L			a^H			a^L		
F_3	V_a	V_f	r	V_a	V_f	r	V_a	V_f	r	V_a	V_f	r	V_a	V_f	r	V_a	V_f	r
1	158,61	2,82	0,57*	2,62	0,51	0,38*	110,41	3,26	0,51*	76,38	4,38	0,57*	3,38	1,31	0,24	5,44	0,62	0,45*
2	226,45	3,08	0,29	2,82	0,53	0,02	58,21	7,62	0,30	1,85	0,36	0,09	41,87	2,90	0,52*	11,33	2,23	0,02
3	91,54	2,87	0,41*	5,64	1,03	0,05	117,64	3,08	0,54*	8,05	0,64	−0,09	12,21	4,51	0,76*	30,21	1,67	0,36*
4	108,69	0,92	−0,11	2,51	0,38	0,50*	38,08	3,46	−0,01	46,64	4,56	0,71*	11,28	1,44	0,49*	5,15	1,38	−0,33*
5	172,31	2,62	0,33*	3,85	0,79	0,18	38,92	5,18	0,21	71,67	4,28	0,58*	16,95	5,10	0,86*	8,56	0,67	0,46*
6	9,38	1,31	−0,17	3,59	0,49	0,27	100,46	2,23	0,22	4,67	0,46	0,14	5,38	2,79	0,40*	3,18	0,56	−0,10
7	10,18	1,67	0,29	2,85	0,59	0,42*	135,00	4,16	0,74*	35,18	4,63	0,63*	14,77	4,26	0,40*	10,62	1,64	−0,58*
8	133,79	1,46	0,39*	6,46	0,77	0,53*	107,74	3,18	0,61*	31,74	5,85	0,59*	8,62	3,10	0,73*	7,41	0,51	0,13
9	140,33	2,15	0,36*	2,15	0,36	0,15	82,28	3,17	0,63*	23,74	6,46	0,76*	20,00	3,33	0,48*	9,53	0,95	−0,53*
10	7,64	3,44	0,29	6,56	0,41	0,48*	129,33	4,67	0,56*	2,23	0,31	−0,09	19,87	6,00	0,83*	8,67	0,92	0,53*

der Bereicherungstriebe innerhalb der zehn F_3-Populationen jeder Selektionslinie sowie die Varianzen der beiden Merkmale angegeben. In der Population 3×2 und in der a^H-Linie aus 2×4 sind die Merkmale vorwiegend positiv korreliert, in der a^L-Linie aus 2×4 finden sich — wie nach den obigen Ausführungen zu erwarten — neben positiven signifikante negative Korrelationskoeffizienten. Die Varianzen der Merkmale wurden in die Tabelle mit aufgenommen, da im vorliegenden Material die Höhe der Korrelationskoeffizienten von der Varianz abhängig ist und erst im Zusammenhang mit dieser richtig eingeschätzt werden kann, wie aus den Ergebnissen des ersten Teils der Untersuchungen hervorgeht. Vergleicht man in der Tabelle 7 die Varianzen der Merkmale in den Selektionslinien f^H aus 3×2 und a^H aus 2×4 miteinander, so finden sich in a^H die höheren Korrelationskoeffizienten bei durchschnittlich niedrigeren Varianzen. Dies spricht dafür, daß die Höhe einer Korrelation nicht allein eine Funktion der Größe der Varianzen der beteiligten Merkmale ist, und könnte vielleicht damit erklärt werden, daß nach der oben vorgenommenen Untersuchung der verschiedenen Korrelationen diese in der f^H-Linie nur durch eine physiologische, in der a^H-Linie dagegen zusätzlich zur physiologischen wahrscheinlich durch eine gleichsinnige genetische Korrelationskomponente erzeugt werden.

Damit konnte durch die Unterscheidung zwischen genetischen Korrelationen im engeren Sinne und physiologischen (genetischen) Korrelationen und unter der Voraussetzung, daß die physiologischen Korrelationen in ähnlichen Phänotypen gleichsinnig verlaufen, wahrscheinlich gemacht werden, daß sich die durch einfache oder doppelte Zwei-Weg-Selektion erzeugten Selektionslinien nicht nur hinsichtlich der Höhe bzw. Symmetrie der direkten wie korrelierten Antworten voneinander unterscheiden, sondern auch in den Korrelationsursachen.

Heritabilitäts- und Korrelationsberechnungen durch Eltern-Nachkommenregression. Es ist versucht worden, mit den im methodischen Teil angeführten Regressionsverfahren die Heritabilität im engeren Sinne und die additiven genetischen Korrelationen zu berechnen (S. 279 und 280). Bei der Beschreibung dieser Verfahren wurde jeweils darauf hingewiesen,

Tabelle 8
h^2-Werte
der Selektionsmerkmale in den Selektionslinien nach der Zwei-Weg-Selektion

Population	Merkmal	Selektionslinie	h^2_A		h^2_G
3×2	a	a^H	+0,09	+0,81	−0,02
		a^L	−0,01		+0,51
		zuf. F_3en	—	+0,98	—
	f	f^H	−0,44	+0,13	+0,13
		f^L	−0,64		+0,14
		zuf. F_3en	—	+0,27	—
2×4	a	a^H	+0,38	+0,54	+0,44
		a^L	+1,44		+0,25

daß sie unbrauchbare bzw. verfälschte Werte liefern, wenn zwischen den verschiedenen Generationen und der Umwelt Interaktionen auftreten. Je geringer die Varianz innerhalb der Eltern- oder Nachkommengeneration ist, um so eher wird die Rangordnung der verschiedenen Genotypen bereits durch schwache Interaktionen gestört; dies führt zur Verfälschung der Regressionskoeffizienten. Nur so ist es zu erklären, daß fast alle in den einzelnen Selektionslinien berechneten h^2_A-Werte (Tab. 8, erste Spalte der Rubrik „h^2_A") und ebenso die nach Hazel (siehe S. 280) bzw. mit Hilfe der korrelierten Antworten berechneten Korrelationskoeffizienten (Tab. 9) unbrauchbare Werte liefern, d. h. negative oder den Wert 1 überschreitende Heritabilitätswerte und biologisch unsinnige (Wurzeln aus negativen Werten bei Berechnung nach Hazel) oder den Wert 1 übertreffende Korrelationskoeffizienten. Im Gegensatz dazu werden bei der Zusammenfassung der *L*- und *H*-Linie eines Selektionslinienpaares und damit einer Erhöhung der Varianzen in Eltern- und Nachkommengeneration bessere h^2_A-Werte erhalten (Tab. 8, zweite Spalte in der Rubrik „h^2_A"). In der Population 3×2 stimmen diese Werte relativ gut mit den in den zufällig ausgelesenen Nachkommenschaften mit vergleichbarer Variabilität ermittelten h^2_A-Werten überein, ebenso wie auch der hier ermittelte Korrelationskoeffizient nach Hazel einen brauchbaren Wert darstellt. Der Nachteil der Zusammenfassung der verschiedenen Selektionsrichtungen besteht darin, daß die so ermittelten Koeffizienten den Asymmetrien zwischen den Selektionslinien keine Rechnung tragen.

Tabelle 9

Genetische Korrelationen
zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben in verschiedenen Selektionslinien
nach Zwei-Weg-Selektion

Population	Selektionslinie	r_A nach Hazel	r_A korrelierte Antworten	$r_A = \sqrt{\frac{CR_X CR_Y}{R_X R_Y}}$
3×2	a^H	$+1{,}62$	$+0{,}06$	
	a^L	$(\pm 1{,}72\sqrt{-1})$	$+0{,}93$	
	zuf. F_3en	$+0{,}71$	—	*H*-Linien: $+0{,}19$ *L*-Linien: $+0{,}98$
	f^H	$(\pm 1{,}01\sqrt{-1})$	$+0{,}59$	
	f^L	$+1{,}06$	$+1{,}66$	
2×4	a^H	$(\pm 0{,}82\sqrt{-1})$	$+1{,}32$	
	a^L	$-0{,}75$	$-0{,}55$	

In der letzten Spalte der Tabelle 9 sind die aus dem Quotienten der korrelierten zu den direkten Antworten nach (9) (S. 281) ermittelten Korrelationen zwischen den beiden Merkmalen in spätblühenden (*H*-Linien) und frühblühenden (*L*-Linien) Pflanzen aus 3×2 angegeben. Da die Antworten auf die Selektion Mittelwerte von je zehn Populationen darstellen, beruhen die so berechneten Korrelationskoeffizienten nicht unmittelbar auf Eltern-Nachkommen-

regressionen und sind deshalb durch Genotyp-Umwelt-Interaktionen nicht so stark zu verfälschen. Die so berechneten Werte erscheinen deshalb zuverlässiger als die oben diskutierten Werte, und die große Differenz zwischen den beiden Koeffizienten kann als eine Bestätigung für die Asymmetrie der Merkmalsbeziehungen angesehen werden.

In die Tabelle 8 wurden zum Vergleich noch die mit Hilfe der Varianzkomponenten berechneten h^2_G-Werte aus Tabelle 6 (Seite 303) aufgenommen.

2. Selektion von Regressionsabweichern

Unter der Selektion von Regressionsabweichern soll hier die Auslese auf solche Pflanzen verstanden werden, die im Korrelationsdiagramm den größten Abstand von der durchschnittlichen Regressionsgeraden aufweisen. Die von REHSE (1960) für derartige Abweicher verwendete Bezeichnung „Korrelationsbrecher" ist eigentlich nur dort berechtigt, wo die abweichenden Phänotypen auf die Umkombination gekoppelter Faktoren zurückzuführen sind. Dies kann jedoch ohne Nachprüfung nicht von vornherein unterstellt werden. Liegt z. B. eine physiologische Korrelation im oben definierten Sinne (S. 302) vor, so kann sie nicht gebrochen werden; hier sind die Abweichungen nur eine Folge der zufallsbedingten Merkmalsvariation. Deshalb wird die Bezeichnung „Korrelationsbrecher" in den vorliegenden Untersuchungen vermieden.

Mit der Selektion von Regressionsabweichern soll geprüft werden, ob die Unterscheidung zwischen den verschiedenen Korrelationsursachen in den vier Selektionslinien aus *3* × *2* zu Recht vorgenommen worden ist. Sofern eine Korrelation nur teilweise auf physiologischen Merkmalsbeziehungen beruht, müßte es möglich sein, auf solche Gene auszulesen, die nur eines der beiden untersuchten Merkmale beeinflussen, und durch die Anwendung entsprechender Selektionsmaßnahmen Linien zu erhalten, die erblich von der festgestellten durchschnittlichen Regression abweichen. Das heißt, es müßten sich die Merkmalsbeziehungen in den a^L- und f^L-Linien, für die eine genetische Korrelationskomponente im engeren Sinne nicht ausgeschlossen werden konnte, durch die Selektion verändern lassen, nicht aber die Korrelationen in der a^H- und f^H-Linie. Im Gegensatz zur Zwei-Weg-Selektion wird zu diesem Zweck auf die Merkmale „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" gleichzeitig ausgelesen.

In jeder Selektionslinie wurden jeweils die drei F_3-Populationen und innerhalb dieser die sechs Pflanzen ausgelesen, die von der für die Linien a^L, f^L und f^H gemeinsam berechneten Regressionsgeraden am stärksten abweichen. Das bedeutet aber, daß in der a^L- und f^H-Linie auf frühe Blüte und viele Bereicherungstriebe und in der a^H- und f^L-Linie auf späte Blüte und wenige Bereicherungstriebe ausgelesen wurde.

In Tabelle 10 sind die ausgewählten F_3-Populationen sowie die Selektionsrichtung und die Bezeichnung der F_4-Populationen angegeben. Ein Vergleich mit Abbildung 4 (Seite 300) läßt das Selektionsprinzip erkennen.

Der Versuch umfaßte die Selbstungsnachkommenschaften von 72 selektierten Pflanzen, die Elternrassen *2E* und *3E* sowie die F_1 und F_2 der Kreuzung *3* × *2*. Da die Verrechnung des 9 × 9-Gitters im Vorjahr keine signifikanten Standorteinflüsse ergeben hatte, wurde in diesem Jahr auf die varianzanalytische Auswertung der Versuchsanlage verzichtet. Es wurden die Merkmale „Blühalter" (*a*), „Anzahl der Bereicherungstriebe" (*f*) und „Anzahl der Stengelblätter" (*f'*) bonitiert.

Tabelle 10

Bezeichnungen
der als Regressionsabweicher ausgelesenen F_3-Populationen und ihrer F_4-Nachkommenschaften sowie Angaben über die jeweilige Selektionsrichtung

Zwei-Weg-Selektion, Selektionsrichtung	Regressionsabweicher (F_3-Population 1961)	Selektion auf Regressionsabweicher, Selektionsrichtung	F_4-Population 1962 (je F_3 sechs F_4-Nachkommenschaften)
a^H	$4\,a^H$	$a^H + f^L$	$41\,a^H - 46\,a^H$
	$5\,a^H$		$51\,a^H - 56\,a^H$
	$7\,a^H$		$71\,a^H - 76\,a^H$
a^L	$3\,a^L$	$a^L + f^H$	$31\,a^L - 36\,a^L$
	$5\,a^L$		$51\,a^L - 56\,a^L$
	$6\,a^L$		$61\,a^L - 66\,a^L$
f^H	$4\,f^H$	$a^L + f^H$	$41\,f^H - 46\,f^H$
	$5\,f^H$		$51\,f^H - 56\,f^H$
	$9\,f^H$		$91\,f^H - 96\,f^H$
f^L	$2\,f^L$	$a^H + f^L$	$21\,f^L - 26\,f^L$
	$3\,f^L$		$31\,f^L - 36\,f^L$
	$9\,f^L$		$91\,f^L - 96\,f^L$

Ergebnis der Selektion von Regressionsabweichern. Das Ergebnis ist in Abbildung 5a (Seite 301) graphisch so dargestellt worden, daß es mit dem nach der doppelten Zwei-Weg-Selektion erhaltenen Korrelationsdiagramm (Abb. 4, Seite 300) verglichen werden kann. Wie dort, so werden auch hier in erster Linie die Beziehungen zwischen den Mittelwerten der F_4-Populationen in den verschiedenen Selektionslinien untersucht.

In Tabelle 11 sind das Ergebnis der Varianzanalyse, die Heritabilitätswerte und die Regression der Anzahl der Bereicherungstriebe auf das Blühalter für jede der aus sechs F_4-Populationen bestehenden Nachkommenschaften der selektierten F_3-Familien wiedergegeben.

Die Heritabilitätswerte sind im allgemeinen niedriger als die in der F_3-Generation (Tab. 6) berechneten Werte, doch findet sich fast in jeder Linie auch ein h^2_G-Wert, der den entsprechenden 1961 ermittelten Wert übertrifft. Dies war zu erwarten, da durch die Heritabilitätswerte jeweils nur die durchschnittliche Übereinstimmung zwischen Phänotyp und Genotyp angegeben wird.

Ein Vergleich der Abbildungen 4 und 5 a (S. 300 bis 301) zeigt, daß durch die Selektion von Regressionsabweichern vier deutlich voneinander getrennte Gruppen von Populationen erzielt worden sind, deren Lage im Korrelationsdiagramm und deren Regressionsbeziehungen bemerkenswerte Veränderungen gegenüber dem Ergebnis der Zwei-Weg-Selektion zeigen.

Am wenigsten ist die Lage der Nachkommenschaften der a^H-Linie verändert worden (Abb. 5 a). Die für alle F_4-Familien dieser Linie berechnete Regressionsgerade nimmt fast die gleiche Lage im Korrelationsdiagramm ein wie 1961, und ihr Anstieg ist wiederum nicht signifikant. Dies wird als eine Bestätigung des Ergebnisses der Zwei-Weg-Selektion angesehen, nach dem in dieser Teilpopulation weder genetische noch physiologische Korrelationen vorliegen sollten. Nur in der Nachkommenschaft $5a^H$ war die Heritabilität beider Merkmale hoch genug, um einige von der durchschnittlichen Regressionsgeraden

Tabelle 11

Verkürzte Varianztabelle

der Selektionslinien aus 3×2 nach Selektion auf Regressionsabweicher mit Angabe der h^2_G-Werte und der Regressionskoeffizienten ($b_{f \cdot a}$) zwischen F_4-Mittelwerten
n.s. = nicht signifikant, * P ⩽ 0,05, ** P ⩽ 0,01, *** P ⩽ 0,001

selektierte F_3-Population	Streuungsursache	FG	Blühalter MQ	Blühalter F	Blühalter h^2_G	Bereicherungstriebe MQ	Bereicherungstriebe F	Bereicherungstriebe h^2_G	$b_{f \cdot a}$
	F_4-Population	5	758,81	10,49***	0,20	7,42	4,47***	0,08	+ 0,06 n.s.
4 a^H	Rest	234	72,32			1,66			
	Gesamt	239	86,68			1,78			
	F_4-Population	5	725,22	10,64***	0,20	33,22	15,10***	0,27	— 0,03 n.s.
5 a^H	Rest	234	68,17			2,20			
	Gesamt	239	81,92			2,85			
	F_4-Population	5	7,94	< 1 n.s.	—0,01	3,91	1,39 n.s.	0,01	— 0,08 n.s.
7 a^H	Rest	234	12,74			2.82			
	Gesamt	239	12,64			2,85			
	F_4-Population	5	43,42	21,82***	0,36	8,53	12,92***	0,24	— 0,40**
3 a^L	Rest	234	1,99			0,66			
	Gesamt	239	2,86			0,82			
	F_4-Population	5	29,12	17,23***	0,30	2,56	5,02***	0,09	— 0,08 n.s.
5 a^L	Rest	234	1,69			0,51			
	Gesamt	239	2,27			0,56			
	F_4-Population	5	89,73	93,74***	0,79	1,00	2,04 n.s.	0,02	— 0,05 n.s.
6 a^L	Rest	234	0,96			0,49			
	Gesamt	239	2,82			0,50			
	F_4-Population	5	1116,76	44,51***	0,57	155,51	44,82***	0,57	+ 0,37**
4 f^H	Rest	234	25,09			3,47			
	Gesamt	239	47,93			6,65			
	F_4-Population	5	739,76	19,14***	0,33	25,26	4,49***	0,08	+ 0,15 n.s.
5 f^H	Rest	239	38,65			5,63			
	Gesamt	234	53,32			6,04			
	F_4-Population	5	254,76	5,08***	0,03	12,35	4,71***	0,08	+ 0,19*
9 f^H	Rest	239	50,15			2,62			
	Gesamt	234	54,43			2,83			
	F_4-Population	5	12,01	15,20***	0,27	1,37	4,72***	0,10	— 0,30*
2 f^L	Rest	234	0,79			0,29			
	Gesamt	239	1,02			0,31			
	F_4-Population	5	28,15	11,58***	0,22	2,54	4,03**	0,07	— 0,20 n.s.
3 f^L	Rest	234	2,43			0,63			
	Gesamt	239	2,97			0,67			
	F_4-Population	5	118,15	14,86***	0,27	5,44	2,18 n.s.	0,03	+ 0,15 n.s.
9 f^L	Rest	234	7,95			2,50			
	Gesamt	239	10,25			2,56			

Tabelle 12

Varianz des Blühalters (V_a) und der Bereicherungstriebe (V_f) und Korrelationen (r) zwischen diesen Merkmalen innerhalb der F_4-Populationen in verschiedenen Selektionslinien nach Selektion auf Regressionsabweicher (* $P \leqslant 0{,}05$)

a^H				a^L				f^H				f^L			
F_4	V_a	V_f	r	F_4	V_a	V_f	r	F_4	V_a	V_f	r	F_4	V_a	V_f	r
41 a^H	13,63	1,29	0,06	*31 a^L*	1,27	0,51	−0,11	*41 f^H*	45,17	6,10	0,87*	*21 f^L*	0,61	0,28	0,11
42	121,22	1,78	0,38*	*32*	2,49	1,22	−0,52*	*42*	31,52	4,99	0,80*	*22*	0,85	0,29	−0,01
43	138,12	2,13	0,59*	*33*	1,51	0,46	−0,08	*43*	5,08	1,81	−0,12	*23*	0,66	0,28	0,27
44	7,13	1,82	−0,24	*34*	2,73	0,62	−0,48*	*44*	36,74	2,40	0,37*	*24*	0,95	0,30	0,07
45	10,38	1,06	0,03	*35*	2,77	0,65	0,06	*45*	15,84	1,87	0,62*	*25*	0,75	0,31	0.14
46	143,44	1,89	0,74*	*36*	1,18	0,48	−0,04	*46*	16,22	3,64	0,68*	*26*	0,91	0,28	0,11
51 a^H	15,69	2,72	−0,01	*51 a^L*	4,31	1,25	0,30	*51 f^H*	43,23	4,05	0,47*	*31 f^L*	3,12	0,68	−0,43*
52	19,69	1,95	0,04	*52*	1.31	0,33	0,02	*52*	73,68	19,47	0,49*	*32*	3,06	0,49	0,07
53	16,31	1,73	±0,00	*53*	0,51	0,46	±0,00	*53*	26,40	5,72	0,76*	*33*	1,17	0,54	0,04
54	14,68	1,53	0,40*	*54*	1,64	0,22	−0,03	*54*	49,74	9,09	0,82*	*34*	1,26	0,50	−0,62*
55	189,02	2,82	0,41*	*55*	1,25	0,44	0,17	*55*	10,61	3,28	0,80*	*35*	2,16	0,86	−0,04
56	153,64	2,49	0,44*	*56*	1,14	0,39	−0,07	*56*	28,23	4,59	0,78*	*36*	3,82	0,70	−0,06
71 a^H	14,75	2,51	0,07	*61 a^L*	0,94	0,72	−0,41*	*91 f^H*	52,11	2,91	0,73*	*91 f^L*	7,94	6,00	0,85*
72	12,69	3,59	0,40*	*62*	1,28	0,56	−0,23	*92*	69,58	2,74	0,71*	*92*	11,00	1,97	0,55*
73	12,85	2,77	0,25	*63*	1,17	0,56	−0,03	*93*	79,59	4,01	0,86*	*93*	1,11	0,45	−0,25
74	13,48	2,40	0,05	*64*	0,74	0,28	0,32*	*94*	6,48	1,24	0,07	*94*	9,74	1,63	0,45*
75	10,09	2,64	0,06	*65*	0,71	0,40	0,01	*95*	5,76	1,84	−0,16	*95*	10,99	2,95	0,70*
76	12,59	3,02	0,15	*66*	0,93	0,39	0,20	*96*	87,38	3,00	0,88*	*96*	6,91	1,99	0,09

dieser Linie stärker abweichende Populationen zu erzeugen. Die Korrelationskoeffizienten innerhalb der einzelnen F_4-Familien der *a^H-Linie* (Tab. 12) sind in der Mehrzahl sehr niedrig.

Die Populationen der *f^H*-Linie weisen gegenüber 1961 eine sehr viel steilere, jedoch auch positive Regression der Bereicherungstriebe auf das Blühalter und eine engere Korrelation der Merkmalsmittelwerte auf. Es ist aber zweifelhaft, ob diese Veränderungen auf die Auswirkungen der Selektion zurückzuführen sind, erstens, weil sowohl die Nachkommenschaften von F_3-Populationen mit niedrigem h^2_G-Wert in einem der beiden Merkmale (*$5f^H$* und *$9f^H$*) als auch die der F_3-Population mit hohen h^2_G-Werten in beiden Merkmalen (*$4f^H$*) sich der ihnen gemeinsamen Regressionsgeraden gut anpassen; zweitens, weil auch in der zum Vergleich verwendbaren, genetisch nicht variierenden F_1 : *2 × 3* der Regressionskoeffizient 1962 größer ist als 1961 ($b_{1961} = +0{,}24$, $b_{1962} = +0{,}62$); schließlich sollte durch die Selektion von Regressionsabweichern die positive Korrelation eher verringert als erhöht werden. Nach diesen Überlegungen ist es wahrscheinlicher, daß hier eine durch die Selektion nicht veränderte physiologische Merkmalskorrelation vorliegt, auf die bereits nach Zwei-Weg-Selektion geschlossen wurde.

In der *a^L*-Linie sind nach der Selektion von Regressionsabweichern nicht nur die F_4-Mittelwerte, sondern auch die Einzelwerte innerhalb der meisten F_4-Familien negativ korreliert (Tab. 12). Dort, wo die genetische Varianz unter dem Einfluß der Selektion zu gering geworden ist, wie in *$5a^L$* und *$6a^L$*, wird dies der Ausdruck der bei einem Blühalter von ungefähr 35 Tagen auftretenden negativen physiologischen Korrelation sein. Für die aus *$3a^L$* hervorgegangene Population, deren Heritabilitätswerte in beiden Merkmalen noch hoch genug sind, kann jedoch nicht ausgeschlossen werden, daß hier die physiologische Korrelation von einer durch die Selektion erzeugten negativen genetischen Korrelation unterstützt wird. Mit diesem Ergebnis wird bestätigt, daß die nach Zwei-Weg-Selektion in dieser Linie gefundenen positiven Korrelationen das Resultat der Wechselwirkung zwischen einer positiven genetischen und einer negativen physiologischen Korrelation gewesen sein müssen.

Mit der Wechselwirkung zwischen einer positiven genetischen und einer negativen physiologischen Korrelationskomponente wurde auch die positive Korrelation in der *f^L*-Linie nach der Zwei-Weg-Selektion erklärt. Diese Linie weist nach der Selektion von Regressionsabweichern nun ebenfalls eine negative, aber nicht signifikante Regression zwischen dem Blühalter und der Anzahl der Bereicherungstriebe auf. Je nach der Herkunft von einer der drei ausgelesenen F_3-Populationen finden sich jedoch innerhalb dieser Linie sehr verschiedene Regressionsbeziehungen zwischen den Merkmalsmittelwerten, die durch punktierte Linien in der Abbildung 5 a (S. 301) besonders gekennzeichnet wurden. Da die Heritabilitätswerte des Merkmals *f* (siehe Tab. 11) in allen drei Nachkommenschaften selektierter F_3-Familien gering sind, werden in diesen Nachkommenschaften die verschiedenen Korrelationen als physiologisch bedingt angesehen. Trifft diese Annahme zu, so wären in den Nachkommenschaften von *$2f^L$* und *$3f^L$* die untersuchten Merkmale physiologisch negativ und in der Nachkommenschaft von *$9f^L$* physiologisch positiv korreliert, und man müßte zwischen den beiden letztgenannten den Bereich vermuten, in dem die negative in eine

positive physiologische Korrelation umschlägt. Diese Vorstellung findet eine Stütze in dem Verhalten der Merkmalsbeziehungen innerhalb der einzelnen F_4-Populationen, die in $2f^L$ und $3f^L$ nicht gesichert oder negativ, in $9f^L$ dagegen vorwiegend signifikant positiv korreliert sind (Tab. 12, S. 311).

Damit hat die Selektion auf Regressionsabweicher ergeben, daß die nach der doppelten Zwei-Weg-Selektion zwischen den Merkmalen „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" festgestellten Korrelationen in den Linien a^L und f^L durch Selektionsmaßnahmen verändert werden konnten, während sie in den Linien a^H und f^H wahrscheinlich unbeeinflußt geblieben sind. Es wird dadurch die mit Hilfe der Heritabilität im weiteren Sinne vorgenommene Beurteilung der Korrelationen in den vier verschiedenen Teilpopulationen bestätigt.

Zugunsten der Vorstellung, daß zwischen den Nachkommenschaften der f^L-Linie der Bereich zu suchen ist, in dem die an frühblühenden Pflanzen beobachtete negative Korrelation zwischen dem Blühalter und den Bereicherungstrieben in eine für die spätblühenden Rassen und Kreuzungen typische positive physiologische Korrelation umschlägt, lassen sich noch weitere Beobachtungen anführen: Berücksichtigt man, daß die Elternrassen 1962 etwa zwei Tage früher geblüht haben als 1961, und nimmt man an, daß sich auch der Umschlagsbereich 1962 zugunsten des niedrigeren Blühalters verschoben hat, so könnte er ungefähr mit dem nicht näher analysierten Umschlagsbereich in der Population 2×4 nach Zwei-Weg-Selektion (vgl. Abb. 3b, Korrelationsdiagramm *a—f*, S. 299) übereinstimmen, der 1961 bei einem Blühalter von etwa 40 Tagen lag. Vergleicht man ferner die in Abbildung 5b (S. 301) wiedergegebene Häufigkeitsverteilung des Blühalters in der gleichzeitig mit den Selektionslinien angebauten F_2: 2×3 mit dem Korrelationsdiagramm der Abbildung 5a (S. 301), so könnte dem Umschlagsbereich ein Minimum der Häufigkeitsverteilung bei einem Blühalter von 32 bis 33 Tagen entsprechen. Durch dieses Minimum wird die Verteilung annähernd im Verhältnis 1 : 3 aufgeteilt. Dieser Befund legt die Vermutung nahe, daß die verschiedenen physiologischen Korrelationen zwischen dem Blühalter und den Bereicherungstrieben in ursächlichem Zusammenhang mit der Aufspaltung eines qualitativen oder Hauptgens stehen, welches das Blühalter beeinflußt.

Korrelierte Antwort der Stengelblätter auf die Selektion. Abschließend wurde das Verhalten der „Anzahl der Stengelblätter" (f') geprüft. Bei frühblühenden Pflanzen ist die Selektion auf viele oder wenige Bereicherungstriebe identisch mit der auf viele oder wenige Stengelblätter, da in diesen Pflanzen alle Stengelblätter in ihren Achseln Bereicherungstriebe ausbilden. Für Pflanzen, die nach 36 Tagen (Regressionsabweicherselektion 1962) blühen, gilt das nicht, denn bei diesen treibt nur ein Teil der Knospen in den Stengelblattachseln der oberen Bereicherungszone zu Bereicherungstrieben aus.

In der Abbildung 6 wird die Veränderung der Anzahl der Stengelblätter in den verschiedenen Selektionslinien in Abhängigkeit vom Blühalter dargestellt. Da bei einem Blühalter unter 36 Tagen die Anzahl der Stengelblätter und der Bereicherungstriebe übereinstimmt, unterscheidet sich dieses Korrelationsdiagramm erst von einem Blühalter über 36 Tagen an von dem in Abbildung 5a (Seite 301) wiedergegebenen Diagramm.

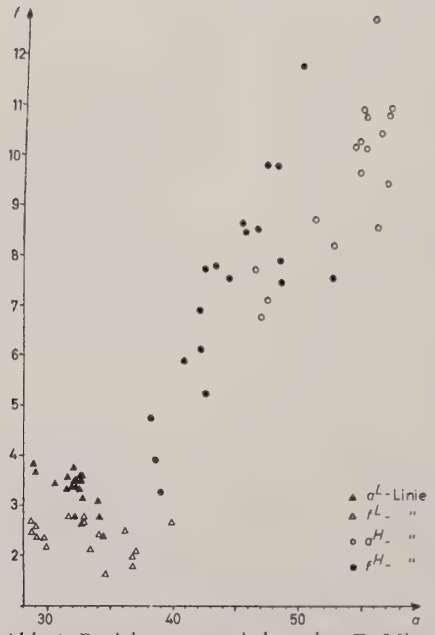


Abb. 6. Beziehungen zwischen den F_4-Mittelwerten des Blühalters (a) und der Anzahl der Stengelblätter (f) in den Selektionslinien aus 3×2 nach der Selektion von Regressionsabweichern

Aus Abbildung 6 geht hervor, daß in den f^H- und a^H-Linien im Verlauf der beiden Selektionsgenerationen eine mit der Anzahl der Bereicherungstriebe korrelierte Veränderung der Anzahl der Stengelblätter stattgefunden hat: In den a^H-Populationen werden weniger Stengelblätter angelegt als in den f^H-Populationen. In beiden Linien liegt jedoch im Gegensatz zum Verhalten der Bereicherungstriebe eine gut ausgeprägte positive Regression der Stengelblätter auf das Blühalter vor. Demnach kann die mangelnde Korrelation zwischen der Anzahl der Bereicherungstriebe und dem Blühalter in der a^H-Linie nicht auf dem Verhalten der Stengelblätter beruhen. In dieser Linie scheinen unabhängig von der Anzahl der vorhandenen Stengelblätter sowie dem Blühalter nur eine begrenzte Anzahl von Stengelblättern in ihren Achseln Bereicherungstriebe auszubilden.

E. DISKUSSION

In den vorliegenden Experimenten ist das Verhalten von Merkmalskorrelationen in reinen Rassen und ihren Kreuzungsnachkommenschaften sowie unter Selektionsdruck in verschiedenen Selektionslinien untersucht worden. Da Merkmalskorrelationen für den Züchter je nach dem Zuchtziel willkommen oder hinderlich sind, war es eines der Hauptanliegen dieser Untersuchungen, Wege zur Beurteilung von Merkmalsbeziehungen zu finden. An Hand bestimmter Kriterien sollte es dem Züchter möglich sein zu prüfen, ob einerseits eine Korrelation zuverlässig genug ist, um sie bei der Frühdiagnose bzw. der Selektion auf Sekundärmerkmale zu gebrauchen, oder ob es andererseits zweckmäßig ist, die Veränderung einer unerwünschten Korrelation zweier Merkmale durch Selektionsmaßnahmen anzustreben.

Die Untersuchungsergebnisse stimmen mit der Mehrzahl der Befunde an anderen Objekten darin überein, daß bei der Auslese auf ein oder mehrere Merkmale die Korrelationen je nach dem Selektionsmerkmal und der Selektionsrichtung verschieden ausgeprägt sind. Der Züchter wird dementsprechend die Bedingungen, unter denen er von einer Korrelation Gebrauch machen bzw. unter denen er sie verändern will, bei der Anlage seiner Versuche genau berücksichtigen müssen. Handelt es sich um fremdbefruchtende Versuchsobjekte, so werden mehrere Selektionsgenerationen notwendig sein, um einen Eindruck des Merkmalsverhaltens zu bekommen. Im Gegensatz dazu genügen beim Selbstbefruchter schon wenige Selektionsgenerationen, um zu brauchbaren Aus-

sagen zu gelangen. Infolge der strengen Inzucht halten im allgemeinen beim Selbstbefruchter die Selektionserfolge ohnehin nur wenige Generationen lang an (sofern die Selbstbefruchtung nicht künstlich eingeschränkt wird), und das Selektionsplateau läßt sich bereits aus den ersten Selektionsgenerationen bzw. der Kombinationseignung der Elternrassen abschätzen, wie z.B. die Untersuchungen von GILBERT (1961 b) an zahlreichen diallelen Kreuzungen verschiedener Tomatenrassen und von LEFFEL und HANSON (1961) an diallelen Kreuzungen von Sojabohnen zeigen konnten. Dieses Verhalten der Selbstbefruchter wird als Folge der strengen Inzucht der Elternrassen und der rasch abnehmenden Heterozygotie in den Selektionsgenerationen angesehen. Im Gegensatz dazu stehen die Beobachtungen an fremdbefruchtenden pflanzlichen oder tierischen Objekten, bei denen oftmals noch nach zahlreichen Selektionsgenerationen und strenger Inzucht keine Verminderung der Varianzen der Selektionsmerkmale festzustellen ist (vgl. Untersuchungen am Mais, LENG 1962 a und b, an *Lolium*, COOPER 1959 b, und an *Drosophila*, ROBERTSON 1955), oft selbst dann nicht, wenn auf die fortgesetzte Selektion schon keine Reaktion mehr erfolgt (CLAYTON et al. 1957 b).

Die vorliegenden Untersuchungen studieren in einem Modellexperiment die Merkmalsbeziehungen bei einem Selbstbefruchter. Sie basieren auf zwei nach verschiedenem Prinzip erzeugten Selektionsgenerationen. Bereits nach der zweiten Generation waren die Varianzen der untersuchten Merkmale in den F_4-Populationen kaum größer als die in reinen Rassen entsprechenden Blühalters mit Ausnahme der Nachkommenschaften der f^H-Linie, die vereinzelt die Variabilität der Merkmale in der gleichzeitig angebauten F_2 erreichten. Vergleiche mit den vier Ausgangsrassen sowie den sehr spät blühenden Rassen Bologna und Zürich ergaben, daß die insgesamt durch die Selektion auf das Blühalter erzielte Variationsbreite des Untersuchungsmaterials die Variabilität des Sortiments der verschiedenen Rassen kaum überschritt. Die gleiche Feststellung machten GILBERT (1961 b) und WILLIAMS und GILBERT (1960) an den von ihnen untersuchten Selektionslinien aus diallelen Kreuzungen verschiedener Tomatenrassen.

Asymmetrie der Antworten auf die Zwei-Weg-Selektion. Als Asymmetrie der Antworten auf die Selektion wird die von der Selektionsrichtung abhängige, unterschiedliche Reaktion der Merkmale auf die Auslese bezeichnet. Sie ist eine der Ursachen für die je nach der Selektionsrichtung ungleichen Merkmalskorrelationen und soll deshalb zuerst betrachtet werden.

Ein asymmetrischer Verlauf der Zwei-Weg-Selektion wurde an den verschiedensten Objekten beobachtet, so z.B. beim Mais (LENG 1961, 1962 b), bei *Lolium* (COOPER 1959 b, 1961), bei der Maus (FALCONER 1953, 1954), beim Huhn (SIEGEL 1962) und bei *Drosophila* (CLAYTON et al. 1957 a und c, ROBERTSON 1955, 1960 b, 1962, ROBERTSON und REEVE 1952), und scheint für derartige Experimente sehr charakteristisch zu sein.

Auch in den beiden hier untersuchten Populationen, *3 × 2* und *2 × 4*, ist der Verlauf der Zwei-Weg-Selektion asymmetrisch gewesen und führte zu Nachkommenschaften, deren mittleres Blühalter verschieden stark von dem der Kontrollpopulationen abweicht, je nachdem ob auf frühe oder späte Blüte ausgelesen wurde.

Bemerkenswert ist der Unterschied zwischen den beiden Populationen in bezug auf die Asymmetrie der Antworten auf die Selektion: In der Population 3×2 wurde die größere Reaktion auf die Selektion frühblühender und in der Population 2×4 auf die Selektion spätblühender Pflanzen beobachtet.

Als Ursache für die Asymmetrie der Antworten auf die Selektion kommen ungleiche Selektionsintensitäten, verschiedene Genfrequenzen sowie Dominanzbeziehungen, Interaktionen zwischen Genotyp und Umwelt und physiologische Unterschiede zwischen den Selektionslinien in Betracht. Bereits bei der Darstellung der Ergebnisse des Zwei-Weg-Selektionsexperiments wurde darauf hingewiesen, daß die Asymmetrie der Antworten auf die Selektion sich im vorliegenden Fall nur sehr unbefriedigend mit ungleichen Selektionsintensitäten erklären läßt. Es ist auch nicht anzunehmen, daß die Genfrequenzen in den verschiedenen durch die Selektion erzeugten Teilpopulationen stark voneinander abweichen, da die untersuchten Populationen aus Kreuzungen reiner Linien hervorgegangen sind. Dagegen ist es sehr wahrscheinlich, daß unterschiedliche Dominanzbeziehungen zu den Ursachen des asymmetrischen Verlaufs der Antworten auf die Selektion gehören:

Bei der Beschreibung des Ausgangsmaterials wurde darauf hingewiesen, daß sich die beiden ausgewählten Populationen in den Dominanzbeziehungen des Blühalters und weiterer Merkmale voneinander unterscheiden. Während in der Heterosiskombination 3×2 späte Blüte dominiert, ist in der Kombination 2×4 ohne Heterosis frühe Blüte partiell dominant. Nach Untersuchungen von FALCONER (1955, 1960a) und Modellexperimenten von ZUCKER (1960) wird bei dominantem Erbgang und Inzucht die Selektion auf die rezessiven Eigenschaften gefördert. Dies könnte eine Erklärung für die größere Reaktion der Nachkommenschaften der frühblühenden „Rezessiven" aus 3×2 und der spätblühenden „Rezessiven" aus 2×4 auf die Selektion sein. Ungeklärt bleibt, ob die sogenannten rezessiven Pflanzen nur in bezug auf einen oder mehrere Hauptfaktoren rezessiv sind oder ob sie zahlreiche rezessive Loci mit geringer Wirkung tragen. Für die spätblühende Selektionslinie (a^H) aus 3×2 und die frühblühende Linie (a^L) aus 2×4 müßte abgeschätzt werden, wie viele dominante Gene an der Ausprägung der späten bzw. frühen Blüte beteiligt sind und welchen Heterozygotiegrad diese Linien besitzen. Die Beurteilung der Merkmalsbeziehungen in den verschiedenen Teilpopulationen liefert Anhaltspunkte dafür, daß die Heterozygotie in der auf späte Blüte ausgelesenen Linie (a^H) nicht sehr groß gewesen ist, daß aber in der auf viele Bereicherungstriebe ausgelesenen Linie (f^H) mit durchschnittlich nicht ganz so hohem Blühalter durch die Selektion heterozygte Genotypen erfaßt worden sind. Darauf wird bei der Diskussion der Korrelationen noch einmal eingegangen werden.

Die Reziprozität der Asymmetrie der Antworten auf die Selektion in den untersuchten Populationen wird als Hinweis dafür angesehen, daß die Genotyp-Umwelt-Interaktionen keine unmittelbare Ursache für die Asymmetrien sind. Erstere kommen in einer Zunahme der Varianzen mit steigenden Mittelwerten zum Ausdruck, und man hätte danach in beiden Populationen die größeren Reaktionen auf die Selektion in einer bestimmten Selektionsrichtung, z.B. der auf späte Blüte, finden müssen.

Schließlich können auch verschiedene physiologische Bedingungen in den Teilpopulationen zur Erklärung der Asymmetrie der Antworten auf die Selektion herangezogen werden. So führt z. B. Cooper (1961) die bei *Lolium perenne* vorgefundene Asymmetrie nach der Selektion auf das Merkmal „Ährenschieben" darauf zurück, daß infolge einer physiologischen Grenze der Selektionserfolg in den auf frühe Blüte ausgelesenen Linien geringer war als bei der Selektion auf späte Blüte. Eine derartige Erklärung kommt für das Ausbleiben der Antwort auf die Selektion frühblühender Pflanzen in der Population 2×4 sehr wahrscheinlich nicht in Frage, da unter den gleichen Versuchsbedingungen andere Nachkommenschaften noch weit früher blühten als die Nachkommenschaften mit dem geringsten Blühalter aus 2×4.

Eine weitere sich aus der Merkmalsphysiologie ergebende Erklärungsmöglichkeit für die Asymmetrie der Antworten auf die Selektion ist, daß die Selektion auf die maximale oder minimale Ausprägung eines Merkmals verschiedene Komponenten dieses Merkmals betroffen hat, die sich in ihrem Verhalten unter Selektionsbedingungen voneinander unterscheiden. Bei dem Blühalter konnten für diese Vorstellung keine Anhaltspunkte gefunden werden, wohl aber bei der Anzahl der Bereicherungstriebe. Es wurde darauf hingewiesen, daß mit der auf wenige Bereicherungstriebe gerichteten Selektion gleichzeitig Pflanzen mit wenigen Stengelblättern ausgelesen werden, während durch die Selektion auf viele Bereicherungstriebe die Anzahl der Stengelblätter primär nicht betroffen wird, da stets nur ein Teil der Stengelblätter spätblühender Pflanzen in den Achseln Bereicherungstriebe ausbildet. Mit Ausnahme der schwach signifikanten Differenz zwischen den korrelierten Antworten des Merkmals *c* (Anzahl der Rosettenblätter) sind jedoch zwischen den beiden auf die Anzahl der Bereicherungstriebe ausgelesenen Selektionslinien f^H und f^L keine signifikanten Differenzen gefunden worden. Infolge der niedrigen Heritabilität des Merkmals *f* können sich eventuell vorhandene Asymmetrien in diesen Linien wahrscheinlich auch erst nach mehreren Selektionsgenerationen auswirken.

Untersuchungen von Leng (1961, 1962b) an Maislinien, die während 61 Generationen auf hohen bzw. niedrigen Ölgehalt ausgelesen worden waren, liefern ein Beispiel für die Erzeugung asymmetrischer Antworten als Folge der Selektion auf je nach der Selektionsrichtung verschiedene Merkmalskomponenten. Nachdem zwischen den Komponenten „Keimlingsgröße" und „prozentualer Ölgehalt des Keimlings" unterschieden worden war, ließ sich der ungleich große Selektionserfolg in den beiden Linien weit zutreffender abschätzen.

Die Verschiedenheit der nach doppelter Zwei-Weg-Selektion erzielten Teilpopulationen kommt in den vorliegenden Untersuchungen nicht nur in der Asymmetrie der Antworten auf die Selektion zum Ausdruck, sondern auch darin, daß die beiden Linien eines Paares verschiedene Heritabilitätswerte und korrelierte Antworten auf die Selektion aufweisen.

Nach diesen sowie den in der Literatur beschriebenen Befunden wäre zu untersuchen, ob es richtig ist, bei der Prüfung der von der quantitativen Genetik erarbeiteten Modellvorstellungen in den alternativen Selektionsrichtungen prinzipiell gleiche Antworten auf die Selektion zu erwarten. Können die Ergebnisse von Zwei-Weg-Selektionsexperimenten nicht sinnvoller interpretiert werden, wenn man von der Annahme ausgeht, daß die Reaktion des Selektionsmerkmals

auf die Auslese in der einen Richtung praktisch unabhängig von der in der anderen Richtung ist? Unter diesem Gesichtspunkt wäre ein asymmetrischer Verlauf der Zwei-Weg-Selektion geradezu zu erwarten. Ähnliche Überlegungen führten FALCONER (1952, 1960b) sowie FALCONER und LATYSZEWSKI (1952) dazu, bei der Selektion unter verschiedenen Umweltbedingungen, z. B. auf hohes Körpergewicht der Maus, je nach der Umwelt von verschiedenen Merkmalen zu sprechen, also „hohes Körpergewicht bei guter Ernährung" und „hohes Körpergewicht bei schlechter Ernährung". Wie ROBERTSON in zahlreichen Untersuchungen (Literatur siehe ROBERTSON 1963) nachwies, können auch die Korrelationen des Selektionsmerkmals mit weiteren Merkmalen unter verschiedenen Umweltbedingungen sehr verschieden sein. Handelt es sich bei diesem Beispiel um die Auswirkungen von Genotyp-Umwelt-Interaktionen, so ist der asymmetrische Verlauf der Zwei-Weg-Selektion aus den Interaktionen zwischen verschiedenen Allelen oder Loci zu erwarten. Der Einfluß unterschiedlicher Dominanzbeziehungen auf den Verlauf der Selektion in den vorliegenden Untersuchungen ist ein Beispiel dafür. Demnach wäre es berechtigt, „niedriges Blühalter" und „hohes Blühalter" wie unabhängige Selektionsmerkmale anzusehen. Ein weiteres Argument für diese Auffassung liefert der bereits oben angeführte Befund beim Mais, bei dem sich die Selektion je nach ihrer Richtung auf verschiedene Merkmalskomponenten ausgewirkt hat.

Korrelierte Antworten auf die Zwei-Weg-Selektion. Im Gegensatz zu den Feststellungen von HASKELL (1954), nach denen bei Selbstbefruchtern korrelierte Antworten auf die Selektion fehlen sollen, sind in beiden untersuchten Populationen korrelierte Reaktionen verschiedener Merkmale festgestellt worden. Die Reaktion der korrelierten Merkmale war wie die der Selektionsmerkmale in ihrem Umfang von der Selektionsrichtung abhängig und teilweise asymmetrisch. In den Nachkommenschaften aus der Population 3×2 wurde die größere Reaktion auf die Selektion bei korrelierten wie selektierten Merkmalen in den *L*-Linien (minimale Merkmalsausprägung) und in den Nachkommenschaften aus der Population 2×4 in der *H*-Linie (maximale Merkmalsausprägung) festgestellt.

COOPER (1960) konnte bei der Selektion auf den Zeitpunkt des Ährenschiebens bei *Lolium perenne* keine eindeutigen Korrelationen zwischen dem Selektionsmerkmal und verschiedenen Ährenmerkmalen sowie Sämlingsmerkmalen (COOPER und EDWARDS 1961) feststellen. In den Untersuchungen der verschiedensten Merkmale an tierischen Objekten lassen sich stets zahlreiche korrelierte Veränderungen weiterer Merkmale beobachten (FALCONER 1953, 1954, ROBERTSON 1960b, 1962, ROBERTSON und REEVE 1952, REEVE und ROBERTSON 1953, SIEGEL 1962), die nicht selten einen asymmetrischen Charakter aufweisen.

Als Ursachen für die korrelierten Reaktionen nicht von der Selektion betroffener Merkmale kommen erstens die pleiotrope Beeinflussung von korrelierten und selektierten Merkmalen und zweitens mehr oder weniger enge Kopplungen zwischen solchen Genen in Betracht, deren Wirkung sich bevorzugt auf eines der Merkmale richtet.

Besteht zwischen dem selektierten und dem mit ihm korrelierten Merkmal eine hohe physiologische oder genetische Korrelation, so wird die Asymmetrie

der Antworten des Selektionsmerkmals von einer gleichsinnig verlaufenden Asymmetrie der Antworten der korrelierten Merkmale begleitet sein. Sind die Beziehungen zwischen den korrelierten und selektierten Merkmalen nicht linear, so können die korrelierten Antworten auf die Selektion auch trotz symmetrischer Reaktionen der Selektionsmerkmale asymmetrisch ausfallen. Andererseits wird aber auch die Asymmetrie der Antworten des Selektionsmerkmals durch den nicht linearen Verlauf der Beziehungen zu den korrelierten Merkmalen kompensiert werden können, so daß die korrelierten Antworten trotzdem symmetrisch ausfallen. In den vorliegenden Untersuchungen treffen für das Verhalten vieler Merkmale mehrere Erklärungsmöglichkeiten zu, da sowohl die Antworten der Selektionsmerkmale auf die Auslese mehr oder weniger asymmetrisch ausfielen, als auch die Beziehungen zwischen diesen und weiteren Merkmalen nicht immer linear waren.

Die Untersuchung der Beziehungen zwischen dem Blühalter und der Anzahl der Bereicherungstriebe in der Population 3×2 hat nach der doppelten Zwei-Weg-Selektion gezeigt, daß die Auslese auf eines der beiden Merkmale zu korrelierten Antworten des jeweils der Selektion nicht unterworfenen Merkmals geführt hat, mit Ausnahme des Merkmals *f* in der a^H-Linie. Die schwache Korrelation der beiden Merkmale in der Ausgangspopulation kann jedoch nicht nur durch Pleiotropie verursacht worden sein, denn es unterscheiden sich in beiden Selektionsrichtungen die direkten von den korrelierten Antworten auf die Selektion. Daraufhin wurde in Betracht gezogen, ob das Blühalter und die Bereicherungstriebe vielleicht gar nicht miteinander korreliert und die festgestellten niedrigen Korrelationskoeffizienten zwischen beiden Merkmalen sowie die korrelierten Antworten nur das Ergebnis des Zufalls bzw. zufälliger Genkombinationen gewesen sein können. Einer derartigen Schlußfolgerung widerspricht jedoch die im Gesamtmaterial vorgefundene positive durchschnittliche Regression sowie die Korrelation der Merkmalsmittelwerte innerhalb einiger der durch die Zwei-Weg-Selektion erzielten Teilpopulationen. Dieser Befund veranlaßte eine Untersuchung der Merkmalskorrelationen in den verschiedenen Teilpopulationen sowie das zweite auf Regressionsabweicher gerichtete Selektionsexperiment.

Bevor das Resultat dieser Untersuchungen diskutiert wird, soll jedoch noch kurz auf das Ergebnis der Berechnung der Heritabilitätswerte im engeren Sinne und der additiven genetischen Korrelationskoeffizienten nach Zwei-Weg-Selektion eingegangen werden.

Eltern-Nachkommenregressionen. Es wurde versucht, im Anschluß an die Zwei-Weg-Selektion die auf Eltern-Nachkommenregressionen beruhenden Verfahren zur Berechnung der Heritabilität im engeren Sinne und der additiven genetischen Korrelationskomponenten anzuwenden, um mit ihrer Hilfe die Korrelationsbeziehungen in den einzelnen Teilpopulationen weiter zu analysieren. Schon im experimentellen Teil wurde darauf hingewiesen, daß mit dieser Methode keine brauchbaren Werte für die genannten Parameter erhalten werden konnten. Dies wird damit erklärt, daß die Rangfolge zwischen den selektierten Genotypen nicht erhalten blieb, obwohl die Versuche jedes Jahr unter sehr ähnlichen Umweltbedingungen vorgenommen wurden und die Rangordnung der Elternrassen und der F_1-Kreuzungen sich in den verschiedenen

Experimenten nicht veränderte. In den Selektionslinien, in denen zahlreiche genetisch ähnliche Genotypen vereinigt sind, wird die Erhaltung einer bestimmten Rangfolge von der Größe der Unterschiede zwischen den verschiedenen Genotypen abhängen. Da im vorliegenden Material infolge der strengen Inzucht die genetische Varianz der Selektionslinien sehr rasch abgenommen hat, die selektierten Genotypen einander folglich relativ ähnlich sind, ist schon bei geringen Umweltunterschieden zwischen den Versuchsjahren mit einer Veränderung der Rangfolge der selektierten Genotypen zu rechnen.

Von manchen Autoren (z.B. COOPER 1959a, COOPER und EDWARDS 1961) wird vor dem Beginn von Selektionsexperimenten die „Wiederholbarkeit" (repeatability) der Messungen unter verschiedenen Versuchsbedingungen am Ausgangsmaterial geprüft. Der Wiederholbarkeitskoeffizient ist ein dem Heritabilitätswert vergleichbarer Koeffizient, für den nach Ansicht der Verfasserin gilt, daß er brauchbare Werte nur für die sich in den meisten Fällen mehr oder weniger voneinander unterscheidenden Elternrassen liefert, aber nichts über das Verhalten der nach der Selektion einander relativ ähnlichen Genotypen aussagt.

Untersuchungen des Blühalters von BARBER (1959) und HÄNSEL (1963) an der Erbse, von ALLARD (1956), JINKS (1954, 1956) und MATHER und VINES (1952) an *Nicotiana,* von DAVERN, PEAK und MORLEY (1957) an *Trifolium* und COOPER (1959a) und COOPER und EDWARDS (1961) an *Lolium* sowie die bereits bei der Diskussion des Ausgangsmaterials im ersten Teil der Untersuchungen erwähnten Arbeiten an *Arabidopsis thaliana* deuten darauf hin, daß besonders das Blühalter ein recht komplexes Merkmal ist. Als Folge der Wirkung von Genen, welche die Temperatur-, Tageslängen- oder Lichtintensitätsempfindlichkeit steuern und auf die jährlichen Umweltschwankungen stark reagieren, neigt es besonders häufig zu Genotyp-Umwelt-Interaktionen. Auch MATHER (1955) weist auf die Tendenz des Blühalters zu Interaktionen hin und betont, daß sie nicht vernachlässigt werden dürfen. Fast keine Interaktionen des Blühalters mit der Umwelt fand COOPER (1959a) bei *Lolium* nach Herbstaussaaten. Hier könnte durch Kurztag und Vernalisation die maximale Reaktion der beteiligten Gene ausgelöst worden sein.

Diese Erörterungen beweisen, wie wichtig es ist, vor der biometrischen Bearbeitung eines Materials die Physiologie der Merkmale zu studieren (GILBERT 1958: "No statistics can replace the breeder's intimate knowledge of his crop: but they can help"!).

Beurteilung der Merkmalskorrelationen mit Hilfe der Heritabilität im weiteren Sinne. — Selektion von Regressionsabweichern. Da die auf Eltern-Nachkommenregression beruhenden Verfahren versagten, wurde versucht, die vorgefundenen Merkmalsbeziehungen mit Hilfe der Heritabilität im weiteren Sinne zu beurteilen.

Die Heritabilität der Merkmale ist für die Ausprägung einer Korrelation ein entscheidender Faktor. Die Betrachtung der Formeln (5), (8a) und (8b), wie auch theoretische Untersuchungen von SEARLE (1961) ergeben, daß eine genetische Korrelation nicht nachgewiesen werden kann, wenn die Heritabilität auch nur eines Merkmals Null ist. Die Manifestation einer genetischen Korrelation ist nur dann möglich, wenn beide Merkmale genetische Variabilität aufweisen, die sich auch gegenüber der Umweltvariabilität der Merkmale durchzusetzen vermag. Genetische Varianz und Heritabilität sind also Voraussetzungen für das Auffinden dieser als „genetische Korrelation im engeren Sinne" definierten Korrelationskomponente. Sie kann folglich nur dort in Erscheinung treten, wo Faktoren spalten, nicht als Folge von absoluter Kopplung oder Pleiotropie.

Merkmalskorrelationen finden sich jedoch auch in erblich nicht variierenden reinen Linien oder Nachkommenschaften, in denen nur für eines der Merkmale genetische Varianz und Heritabilität nachgewiesen werden können. Voraus-

gesetzt, daß diese Korrelationen nicht durch systematische Umweltunterschiede verursacht werden, stellen auch sie eine erblich bedingte Reaktion dar. Sie werden in den vorliegenden Untersuchungen zum Unterschied von den genetischen Korrelationen im engeren Sinne als „physiologische Korrelationen" bezeichnet. Diese Korrelationen können erstens im weitesten Sinne auf Pleiotropie beruhen, zweitens auf Kopplung und drittens auf der mehr oder weniger zufallsbedingten Vereinigung der Faktoren in einem Genom, aus dem sie infolge der Homozygotie der Linie durch Austausch (bei Kopplung) oder Umkombination nicht entfernt werden können.

Die physiologischen Korrelationen sind eine Reaktion auf die jeweiligen Umweltbedingungen und lassen sich durch züchterische Maßnahmen nicht unmittelbar verändern. Im Gegensatz dazu sollten sich die genetischen Korrelationen im engeren Sinne durch Selektionsmaßnahmen beeinflussen lassen, vorausgesetzt, die Heritabilität der Merkmale ist hoch genug.

Bei der Veränderung einer unerwünschten Korrelation zielen die Bemühungen des Züchters ab auf eine Erhöhung der Varianz um die durchschnittliche Regressionsgerade, durch welche die Merkmalsbeziehung charakterisiert wird, indem auf Regressionsabweicher ausgelesen wird. Dieses Ziel wird sich nur innerhalb bestimmter Grenzen realisieren lassen. In erster Linie ist der Erfolg der Auslese auf erblich bedingte Regressionsabweicher, sogenannte Korrelationsbrecher, von der Stärke der physiologischen Korrelation, die der angestrebten Erhöhung der Varianz um die Regressionsgerade entgegenwirkt, sowie von der Heritabilität der Merkmale und der Austauschhäufigkeit zwischen den betroffenen Faktoren abhängig, sodann vom Versuchsumfang und der Selektionsintensität und nicht zuletzt von dem Selektionsverfahren.

Rehse (1960) vermutet, daß in den aus erblichen Regressionsabweichern gewonnenen Populationen die physiologischen Korrelationen wiederum einen ähnlichen Verlauf wie in der Ausgangspopulation nehmen werden. Die vorliegenden Untersuchungen liefern dafür eine Bestätigung, indem hier in gewissen Bereichen des Korrelationsdiagramms die physiologischen Korrelationen unabhängig vom Genotyp mehr oder weniger gleichsinnig verlaufen. Die Untersuchung der Beziehungen zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben weist aber gleichzeitig darauf hin, daß dies nicht für die gesamte Variationsbreite der untersuchten Populationen zu gelten braucht, denn bei einem bestimmten Blühalter gehen hier die negativen in positive physiologische Korrelationen über. Ist die Variationsbreite der aus Regressionsabweichern gewonnenen Populationen nicht zu groß, wird es für den Züchter von untergeordneter Bedeutung sein, wenn die Merkmale wiederum — wie in der Ausgangspopulation — in für das Zuchtziel unzweckmäßiger Weise korreliert sind. Wichtig ist die Erhöhung des Leistungsniveaus der Selektionslinien über das der Ausgangspopulationen.

Die varianzanalytische Auswertung der 9×9-Gitteranlage hat 1961 ergeben, daß die Untersuchungen unter relativ einheitlichen Umweltbedingungen vorgenommen wurden. Demnach sind in den einzelnen Versuchsgliedern keine durch systematische Umwelteinflüsse verursachten umweltbedingten Korrelationen zu erwarten. Die Merkmalsbeziehungen in Eltern- und F_1-Generation können folglich als physiologische Korrelationen aufgefaßt werden, und in den genetisch variierenden Populationen kommen neben den physiologischen nur

genetische Korrelationen im engeren Sinne zur Erklärung der Merkmalsbeziehungen in Betracht.

Zunächst wurde durch einfache Varianzanalysen geprüft, ob die Merkmale in den verschiedenen Linien genetisch variieren, und sodann wurden über die Varianzkomponenten die Heritabilitätswerte im weiteren Sinne berechnet. Werden in einer Linie für beide Merkmale sowohl genetische Varianz als auch eine gewisse Heritabilität nachgewiesen, so sind die Voraussetzungen für die Manifestation einer genetischen Korrelation im engeren Sinne gegeben. Diese ist jedoch keine zwangsläufige Folge davon, so daß dadurch nicht festgestellt werden kann, ob eine vorgefundene Korrelation durch genetische und/oder physiologische Korrelationskomponenten erzeugt worden ist. Verlaufen jedoch, wie im vorliegenden Material, die physiologischen Korrelationen in ähnlichen Populationen annähernd gleichsinnig, so gestattet die der untersuchten Selektionslinie jeweils am nächsten gelegene, genetisch nicht variierende Nachkommenschaft einen Rückschluß auf die physiologische Korrelationskomponente in der untersuchten Linie. Aus dem Vergleich der phänotypischen Korrelation mit dieser physiologischen Korrelationskomponente kann dann auf das Vorhandensein und die Richtung einer genetischen Korrelationskomponente rückgeschlossen werden.

Nach diesem Prinzip wurden die Korrelationen zwischen den Merkmalsmittelwerten der F_3-Populationen in den verschiedenen Selektionslinien geprüft. Es ergab sich, daß die positiven Korrelationen zwischen dem Blühalter und der Anzahl der Bereicherungstriebe in den spätblühenden Selektionslinien aus 3×2 (a^H und f^H) wahrscheinlich physiologischer Natur sind. In der spätblühenden Linie aus 2×4 (a^H) wird an Hand der erblich nicht variierenden Vergleichspopulation ebenfalls eine hohe positive physiologische Korrelationskomponente angenommen. Jedoch kann in dieser Linie nicht ausgeschlossen werden, daß die phänotypisch beobachtete Korrelation daneben auch durch eine genetische Korrelationskomponente verursacht wird, da beide Merkmale in dieser Linie eine gewisse Heritabilität aufweisen. Einen Hinweis für die Wirkung beider Korrelationskomponenten liefert der Vergleich der soeben besprochenen mit der f^H-Linie aus 3×2. Denn im Gegensatz zu der am Ausgangsmaterial gemachten Beobachtung, nach der die Korrelationskoeffizienten proportional mit den Merkmalsvarianzen ansteigen, finden sich in den Populationen der a^H-Linie aus 2×4 weit höhere Korrelationskoeffizienten bei durchschnittlich niedrigeren Varianzen als in der f^H-Linie aus 3×2. In der a^H-Linie aus 3×2 sind die physiologischen Korrelationen sehr gering, und die Merkmale sind sowohl zwischen als auch innerhalb der Populationen dieser Linie kaum korreliert.

Die Untersuchung der frühblühenden Selektionslinien ergab eine negative physiologische Korrelation des Blühalters und der Bereicherungstriebe in der a^L-Linie aus 2×4, da im Merkmal f keine genetische Varianz nachgewiesen werden konnte. Die positiven Korrelationen der beiden Merkmale in den frühblühenden Linien a^L und f^L aus der Population 3×2 wurden mit der Wechselwirkung zwischen der bei diesem Blühalter auftretenden negativen physiologischen und einer positiven genetischen Korrelation erklärt.

Um diese Annahmen zu prüfen, wurde in den vier Teilpopulationen aus 3×2 die Selektion von Regressionsabweichern vorgenommen. Da nach den zu

Beginn eingeführten Definitionen eine physiologische Korrelation durch die Selektion nicht zu verändern ist, dürften die in den spätblühenden a^H- und f^H-Linien ausgelesenen Regressionsabweicher nicht erblich bedingt sein, im Gegensatz zu den aus den frühblühenden a^L- und f^L-Linien ausgelesenen Abweichern. Hier sollte die Selektion um so erfolgreicher verlaufen, als durch die negative physiologische Korrelation in den letztgenannten Linien die Selektion auf Abweicher von den positiven Merkmalsbeziehungen noch unterstützt wird.

In der a^H-Linie blieben die Merkmalsbeziehungen erwartungsgemäß unverändert. Wie auch schon nach der Zwei-Weg-Selektion sind die Merkmale sowohl zwischen als auch innerhalb der Populationen kaum korreliert. Die Varianz beider Merkmale ist in der Mehrzahl der F_4-Familien sehr gering, so daß sie als vorwiegend homozygot angesehen werden. Die Untersuchung der korrelierten Reaktion der Stengelblätter auf die Selektion von Regressionsabweichern konnte zeigen, daß das Fehlen von Korrelationen zwischen Bereicherungstrieben und Blühalter in dieser Linie auch nicht durch das Verhalten der Stengelblätter erklärt werden kann. In unveröffentlichen Versuchen ließ sich jedoch auch in dieser Linie eine positive Regression der Bereicherungstriebe auf das Blühalter erzielen, wenn die jungen Pflanzen längere Zeit niedrigen Temperaturen ausgesetzt wurden. Das Verhalten dieser Linie wird deshalb mit der Selektion auf temperaturabhängige Gene erklärt, auf deren Wirkung die vom Blühalter unabhängige Ausbildung einer mehr oder weniger konstanten Anzahl von Bereicherungstrieben zurückgeführt wird, wenn Vernalisationseffekte fehlen.

In der f^H-Linie wurde unter den Nachkommenschaften der Regressionsabweicher eine höhere Regression der Bereicherungstriebe auf das Blühalter und eine stärkere positive Korrelation beider Merkmale gefunden als nach Zwei-Weg-Selektion. Die verschiedensten bereits im experimentellen Teil angeführten Argumente sprechen jedoch dafür, daß die veränderte Lage dieser Linie im Korrelationsdiagramm nicht eine Folge der Selektion, sondern vermutlich der in den verschiedenen Jahren nicht identisch reproduzierbaren Umweltbedingungen ist. Beim Vergleich mit der a^H-Linie fallen die hohe Variabilität der Merkmale und die engen Korrelationen zwischen wie innerhalb der Populationen der f^H-Linie auf. Die Variabilität erreicht zum Teil einen Umfang, wie ihn die Merkmale in der gleichzeitig angebauten F_2 aufweisen. Da die Populationen dieser Linie sich um die Durchschnittswerte von F_1- und F_2-Generationen gruppieren, könnten sie das Ergebnis der Selektion vorwiegend heterozygoter Genotypen mit Heterosisleistung sein. Im Widerspruch zu dieser Auffassung steht dann jedoch die Behauptung, daß die Korrelationen in dieser Linie durch die Selektion nicht verändert werden konnten, zumal z. B. in der Nachkommenschaft von $4f^H$ beide Merkmale hohe Heritabilitätswerte aufwiesen. Es ist jedoch zu beachten, daß die Selektionserfolge hauptsächlich durch den Umfang der Heritabilität im engeren Sinne bestimmt werden. Sind in dieser Linie, wie vermutet, vorwiegend Individuen mit Heterosisleistung ausgelesen worden, so könnten die die Heterosis verursachenden Interaktionen zwischen verschiedenen Loci (Dierks 1958) die genetische Gesamtvarianz und die Heritabilität im weiteren Sinne erhöht haben, ohne die additive Varianzkomponente und damit die Heritabilität im engeren Sinne nennenswert zu vergrößern. Es wird deshalb

angenommen, daß die hohen positiven Korrelationen in dieser Linie durch die pleiotrope Beeinflussung beider Merkmale durch wenige sich wechselseitig beeinflussende Gene bedingt werden. Die in dieser Linie auftretenden Populationen mit niedrigen Varianzen könnten auf eine Fixierung der Heterosisleistung hinweisen.

In den beiden frühblühenden Linien konnten, wie erwartet, positive bzw. negative Abweicherpopulationen von der in beiden Linien nach Zwei-Weg-Selektion beobachteten positiven Regression zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben erzielt werden. In der a^L-Linie waren die Merkmalsmittelwerte im Anschluß an die Selektion negativ, in der f^L-Linie teils positiv, teils negativ korreliert, je nach ihrer Abstammung von verschiedenen F_3-Familien. Aus dem Übergang der nach Zwei-Weg-Selektion positiven Korrelationen zu negativen Korrelationen innerhalb von einer einzigen Selektionsgeneration wird geschlossen, daß die positiven Korrelationen der beiden Merkmale in den frühblühenden Populationen nicht auf sehr enger genetischer Kopplung beruht haben können. Die Varianz der Merkmale innerhalb der frühblühenden Populationen hat nach der Selektion stark abgenommen und übertrifft nur in den aus der $F_3 : 9f^L$ hervorgegangenen F_4-Familien die Varianzen der Merkmale in reinen Rassen gleichen Blühalters. Diese Populationen sind daher weitgehend als homozygot anzusehen, und die Merkmalsbeziehungen werden hier fast nur noch durch die physiologischen Korrelationskomponenten bestimmt. Auch in $9f^L$ ist der Heritabilitätswert von f so gering, daß die hier vorgefundene positive Korrelation gleichfalls nur physiologischer Natur sein kann. Auf die Bedeutung des Umschlages der negativen in eine positive physiologische Korrelation wird weiter unten noch eingegangen werden.

Durch die Selektion von Regressionsabweichern ist damit die Verschiedenheit des Merkmalsverhaltens je nach der Selektionsrichtung und der untersuchten Selektionslinie wiederum bestätigt worden.

Ein ähnliches Experiment wurde von COCKREM (1959) bei der Maus durchgeführt, um die zwischen Körpergewicht und Schwanzlänge bestehende positive Korrelation zu untersuchen. Auch hier erwies sich das Ergebnis der Selektion von Regressionsabweichern von der Selektionsrichtung abhängig, denn es konnten wohl positive Abweicher von der durchschnittlichen Regressionsgeraden gefunden, jedoch nur unbedeutende Fortschritte bei der Selektion auf negative Abweicher erzielt werden.

Nach den vorliegenden Untersuchungen sollte es demnach einem Züchter möglich sein, den Erfolg der durch die Selektion angestrebten Veränderung einer phänotypischen Merkmalskorrelation über die Heritabilitätswerte der beteiligten Merkmale abzuschätzen. Dabei darf nicht übersehen werden, daß die Ermittlung von Heritabilitätswerten nicht ganz unproblematisch ist. So wird der Fehler der Schätzwerte für die Heritabilität im allgemeinen als relativ hoch angesehen; er wird um so geringer, je größer die Anzahl der Versuchsglieder ist. Für die Größe der von den Merkmalen aufzuweisenden Heritabilität zur Gewährleistung des Selektionserfolges kann kein absoluter Wert angegeben werden. Sie wird vom jeweiligen Objekt, den untersuchten Merkmalen, den Umweltbedingungen und der Art der Selektion abhängen. In den vorstehenden Ausführungen wurde deshalb immer nur ein „gewisser" Heritabilitätswert zur

Bedingung für genetische Korrelationen im engeren Sinne gemacht. Mit einer Ausnahme überschritt die Heritabilität in den verschiedenen Selektionslinien nie den Wert 0,60, und Werte von 0,20 wurden noch als „brauchbar" angesehen. Die Verwendung der Heritabilität im weiteren Sinne wird besonders dann zu empfehlen sein, wenn die auf Eltern-Nachkommenregressionen beruhenden Verfahren durch Genotyp-Umwelt-Interaktionen gestört werden. Das Beispiel der f^H-Linie, bei der die genetische Varianz vermutlich überwiegend aus der nichtadditiven Komponente besteht, zeigt jedoch, daß die Berechnung der Heritabilität im weiteren Sinne zu relativ hohen Werten führen kann, ohne die entsprechenden Selektionserfolge zu gewährleisten. Eine Beurteilung der Merkmalsbeziehungen mit Hilfe der Heritabilität im engeren Sinne wäre daher in jedem Falle zu bevorzugen; in den vorliegenden Untersuchungen war dies infolge der Genotyp-Umwelt-Interaktionen jedoch nicht möglich.

Beim Vergleich verschiedener Populationen wäre die Population, deren Merkmale die höchsten Heritabilitätswerte im engeren Sinne aufweisen, als die erfolgversprechendste im Hinblick auf eine Veränderung unerwünschter Korrelationen anzusehen. Sind die Heritabilitätswerte niedrig, so wird die Unterscheidung zwischen genetischen und physiologischen Korrelationen unsicher. Auch in diesem Fall ist eine Veränderung der Merkmalskorrelationen nicht völlig ausgeschlossen, doch wird der erforderliche Arbeitsaufwand erheblich größer sein.

Nach diesen Überlegungen wird die Beurteilung von Regressionsabweichern mit Hilfe der Heritabilität den rein statistischen Verfahren, wie sie von Rehse (1960) und in ähnlicher Form von Hänsel (1963) angewendet wurden, vorgezogen. Rehse bezeichnet alle außerhalb eines für eine bestimmte Wahrscheinlichkeit geltenden Zufallsbereiches entlang der Regressionsgeraden liegenden Wertepaare als „Korrelationsbrecher", weist aber gleichzeitig darauf hin, daß bei diesem Vorgehen „der Maßstab, mit dem die Korrelationsbrecher vom Punkteschwarm einer Nachkommenschaft abgetrennt wurden, der Verteilung selbst entnommen ist. Das heißt mit anderen Worten, daß bei einer bestimmten Anzahl von Werten schon rein zufällig und nicht durch einen Korrelationsbruch einer oder mehrere außerhalb der willkürlich gezogenen Zufallsgrenzen zu liegen kommen."

Gleich- und gegensinnige physiologische Merkmalskorrelationen. Eines der überraschendsten Ergebnisse der Untersuchungen, auf welches man bereits bei der Analyse des Ausgangsmaterials aufmerksam wurde, ist die gleich- oder gegensinnige Abhängigkeit der Merkmale „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" je nach dem Genotyp der untersuchten Rassen: In frühblühenden Rassen erwiesen sie sich als nicht signifikant oder negativ korreliert, in der spätblühenden Rasse *4E* dagegen als hoch positiv korreliert. Die Untersuchung der Beziehungen zwischen den Merkmalsmittelwerten von Populationen in verschiedenen früh- oder spätblühenden Selektionslinien hat diesen Befund bestätigt. Da bei der Untersuchung der Beziehungen zwischen den Mittelwerten die zufallsbedingte Streuung nicht so groß ist, traten in beiden Kreuzungen die negativen physiologischen Merkmalskorrelationen in frühblühenden und die positiven in spätblühenden Selektionslinien noch deutlicher in Erscheinung.

Die einzige vergleichbare Beobachtung wurde von RENDEL (1963) bei *Drosophila melanogaster* gemacht. RENDEL untersuchte in einer Population, die für den Locus „scute" heterozygot war, die Beziehungen der Anzahl der Borsten auf dem Scutellum zur Anzahl der Borsten auf den Abdominalsegmenten. In scute-Männchen wurde eine positive Korrelation zwischen diesen beiden Merkmalen, in allen anderen im scute-Locus heterozygoten oder das Normalallel enthaltenden Genotypen dagegen eine negative Korrelation gefunden. Durch den geschlechtsgekoppelten scute-Locus wird die Anzahl der Borsten auf dem Scutellum wie auf den Abdominalsegmenten stark reduziert, so daß die „Dimension" dieser Merkmale je nach dem Genotyp verschieden ist. Unter Selektionsbedingungen erwiesen sich die beiden untersuchten Merkmale in allen Genotypen als positiv korreliert.

Folgende Vorstellung wurde von RENDEL über die Entstehung von Merkmalsbeziehungen entwickelt: Prinzipiell soll das korrelierte Merkmalsverhalten auf der Konkurrenz der Merkmale um eine gemeinsame stoffliche Vorstufe beruhen. Die Beziehungen zwischen den Merkmalen können durch eine Variation sowohl der Gesamtmenge dieser Substanz als auch ihrer Verteilung auf die konkurrierenden Merkmale zu verschiedenen Anteilen beeinflußt werden. Wird einerseits das Potential der insgesamt zur Ausbildung der Merkmale zur Verfügung stehenden Substanzen (deren Natur im Einzelfall jeweils analysiert werden müßte) bei gleichbleibenden Anteilen der Merkmale variiert, so muß dies zu einer positiven Korrelation der Merkmale führen. Die Verteilung einer konstanten Substanzmenge zu verschiedenen Anteilen auf die beiden Merkmale wird andererseits eine negative Korrelation erzeugen. Variieren nun nicht nur das Gesamtpotential, sondern auch die auf die Merkmale entfallenden Anteile gleichzeitig, so werden die beobachteten phänotypischen Korrelationen das Resultat des Zusammenwirkens dieser beiden Komponenten darstellen.

Die Befunde über die verschiedenen Beziehungen der Borstenzahlen auf Scutellum und Abdomen bei *Drosophila* werden von RENDEL an Hand der oben dargestellten Hypothese damit erklärt, daß in scute-Männchen bei einem insgesamt verfügbaren, niedrigen Potential eines hypothetischen Stoffes (der für die Ausbildung der Borsten notwendig ist) die Veränderung des Potentials den Ausschlag gegenüber der Veränderung der Anteile der Einzelmerkmale gibt und zu einer positiven Korrelation führt. Bei einem hohen Potential dieses Stoffes in normalen Männchen soll die Veränderung der Anteile bedeutungsvoller als die des Gesamtpotentials sein und zu negativen Korrelationen führen. An einfachen Zahlenbeispielen läßt sich jedoch zeigen, daß die resultierenden Korrelationen nicht nur von der Erhöhung eines vorhandenen Potentials und seiner Aufteilung auf die Merkmale, sondern auch vom Verhältnis des Potentialzuwachses zur ursprünglich vorhandenen Substanzmenge abhängt. Es wird daher bezweifelt, ob die von RENDEL angegebene Hypothese eine allgemeine Anwendung finden kann. Andererseits liefern auch die vorliegenden Untersuchungen Hinweise dafür, daß die negativen bzw. positiven physiologischen Korrelationen zwischen dem Blühalter und den Bereicherungstrieben in ursächlichem Zusammenhang mit sogenannten Potentialunterschieden stehen könnten:

Die Entfaltung der beiden hier untersuchten Merkmale beruht wahrscheinlich auf sehr ähnlichen physiologischen Entwicklungsprozessen, nämlich erstens

der Induktion von Blütenanlagen und zweitens der Initiation zur Entwicklung dieser Anlagen, und es wäre durchaus denkbar, daß sowohl die Entfaltung der ersten Blüte am Hauptsproß als auch das Austreiben der sich aus den Achselknospen der Stengelblätter entwickelnden Bereicherungstriebe um die gleiche stoffliche Grundlage konkurrieren. Sollte es sich bestätigen, daß der Umschlag von negativen zu positiven physiologischen Merkmalskorrelationen mit der 1 : 3-Aufspaltung eines das Blühalter beeinflussenden Gens übereinstimmt, so würden die negativen physiologischen Korrelationen in den für dieses Gen rezessiven, die positiven in den heterozygoten bzw. den homozygot dominanten Merkmalsträgern auftreten. Damit wäre, wie bei der Untersuchung des scute-Locus, neben Genen mit quantitativer ein Gen mit qualitativer Wirkung vorhanden, durch welches die postulierten Potentialunterschiede der zur Entfaltung beider Merkmale notwendigen Substanzen erzeugt werden könnten. Zur Bestätigung dieser Hypothese sind jedoch noch weitere Untersuchungen erforderlich.

Soweit die vorliegenden Untersuchungen einen Vergleich zwischen den Populationen 3×2 und 2×4 gestatten, stimmt in ihnen der Umschlagspunkt der negativen in die positive physiologische Korrelation ungefähr überein. Das Umschlagen der Korrelationstendenz scheint jedoch nicht nur infolge einer genetisch bedingten Variation des Blühalters aufzutreten, sondern kann zum gleichen Zeitpunkt auch durch die umweltbedingte Variation des Blühalters einer reinen Linie erzeugt werden. Vergleicht man das Blühalter (*a*) der Rasse *3E* mit dem Korrelationskoeffizienten zwischen Blühalter und Bereicherungstrieben in den drei Versuchsjahren (Tab. 1 und 3), so ergibt sich, daß auch hier der Umschlagsbereich bei einem Blühalter unterhalb von etwa 40 Tagen liegt:

	a	r_{a-f}
1960	42,24	+ 0,35 ($P < 0{,}05$)
1961	37,35	— 0,27 (nicht signifikant)
1962	34,93	— 0,34 ($P < 0{,}05$)

Durch diesen Befund wird noch einmal demonstriert, wie stark die Merkmalsbeziehungen von den jeweiligen Umweltbedingungen abhängen, und man darf vermuten, daß bei Anzuchtbedingungen, unter denen das Blühalter aller Genotypen mehr als 40 Tage betragen hätte, nur positive physiologische Merkmalsbeziehungen gefunden worden wären.

Merkmalskorrelationen, die unter verschiedenen Umständen einmal positiv, einmal negativ ausfallen können, dürften nicht nur eine Besonderheit des vorliegenden Untersuchungsmaterials sein; vielmehr wird man ähnliche Beziehungen auch bei anderen Objekten finden. Nach der Hypothese von Rendel (1963) könnte ein solcher Fall immer dann eintreffen, wenn die betrachteten Merkmale durch Gene, die eine quantitative und zugleich solche, die eine qualitative Variabilität erzeugen, kontrolliert werden.

Auswirkungen auf die Züchtungspraxis. Aus der Untersuchung der Merkmalskorrelationen ergeben sich folgende Konsequenzen für die praktische Pflanzenzüchtung:

1. Da mit der Möglichkeit gerechnet werden muß, daß eine Korrelation nur unter bestimmten Bedingungen zutrifft, sind ihre Komponenten jeweils

unter den Bedingungen zu studieren, unter denen die Selektionsexperimente durchgeführt werden sollen. Es ist durchaus damit zu rechnen, daß sich dabei, je nach dem Selektionsmerkmal und der Selektionsrichtung in verschiedenen Selektionslinien, die aus ein und demselben Ausgangsmaterial stammen, jeweils andere Probleme ergeben.

2. Die Experimente sind so anzulegen, daß unausgeglichene Umweltbedingungen nicht zur Korrelation der Merkmale beitragen bzw. daß der Umwelteinfluß korrigiert werden kann.
3. Für die Frühdiagnose oder die Selektion auf Sekundärmerkmale sind solche Eigenschaften geeignet, die infolge einer hohen physiologischen Korrelationskomponente in gegenseitiger Abhängigkeit voneinander stehen.
4. Wird dagegen die Veränderung einer unerwünschten Korrelation durch Selektionsmaßnahmen angestrebt, so müßte geprüft werden, ob die an der Korrelation beteiligten Merkmale eine gewisse Heritabilität aufweisen und wie stark die physiologische Korrelation ist, durch welche dem Zuchtziel Grenzen gesetzt werden. Die Erblichkeit der ausgelesenen Korrelationsabweicher kann über die Heritabilitätswerte der an der Korrelation beteiligten Merkmale abgeschätzt werden. Liegt neben der physiologischen eine genetische Korrelation im engeren Sinne vor, so wird die Erreichung des Zuchtzieles von der Austauschhäufigkeit der betroffenen Faktoren abhängen.

Zusammenfassung

An vier Rassen von *Arabidopsis thaliana* und ihren F_1- und F_2-Kreuzungsnachkommenschaften wurden die Variabilität verschiedener Merkmale und die Korrelationen zwischen diesen Merkmalen untersucht. In zwei verschiedenen Selektionsexperimenten (Dauer je eine Generation) wurden an ausgewählten Populationen die Korrelationen zwischen den Merkmalen „Blühalter" und „Anzahl der Bereicherungstriebe" studiert. Die einfache bzw. doppelte Zwei-Weg-Selektion führte in den beiden Populationen zu Selektionslinien mit sehr unterschiedlichen Merkmalsbeziehungen.

Zur Erklärung der aufgefundenen phänotypischen Merkmalskorrelationen in den Selektionslinien wurde zwischen umweltbedingten und physiologischen Korrelationskomponenten sowie genetischen Korrelationen im engeren Sinne unterschieden. Die physiologischen Korrelationen können nicht durch Selektionsmaßnahmen verändert werden; die Manifestation einer genetischen Korrelation im engeren Sinne setzt eine gewisse Heritabilität der betroffenen Merkmale voraus.

Mit der im zweiten Experiment vorgenommenen Auslese auf Regressionsabweicher konnte die Verschiedenheit der Korrelationsursachen in den Selektionslinien bestätigt werden.

Für die verschiedene Art und Stärke der Merkmalsbeziehungen je nach der untersuchten Population und der jeweiligen Selektionslinie werden die unterschiedlichen Dominanzbeziehungen in den beiden Populationen als eine Ursache angeführt. Außerdem erwiesen sich das Blühalter und die Bereicherungstriebe in frühblühenden Rassen und Populationen als physiologisch negativ, in spätblühenden Rassen und Populationen als physiologisch positiv korreliert. Der

Korrelationsumschlag wird mit der Aufspaltung eines dominanten Hauptfaktors für späte Blüte erklärt.

Charakteristisch für das gesamte Untersuchungsmaterial sind Genotyp-Umwelt-Interaktionen. Sie werden als Ursache dafür angesehen, daß die auf Eltern-Nachkommen-Regression beruhenden Verfahren zur Heritabilitäts- und Korrelationsberechnung unbrauchbare Werte lieferten.

In der Diskussion wird erörtert, welche Konsequenzen sich für die praktische Pflanzenzüchtung bei der Beurteilung einer Merkmalskorrelation aus der Unterteilung in die genannten Korrelationskomponenten ergeben.

Herrn Prof. Dr. W. Hoffmann danke ich sehr herzlich für die Anregung zur Bearbeitung des vorliegenden Themas und die Überlassung eines Arbeitsplatzes sowie technischer Hilfskräfte und Herrn Prof. Dr. H. Lüers für sein Interesse am Fortgang der Arbeiten. Herrn Priv.-Doz. Dr. H. Rundfeldt verdanke ich wertvolle Anregungen. Ebenso gebührt mein Dank der Deutschen Forschungsgemeinschaft, durch deren Mittel die vorliegenden Untersuchungen ermöglicht wurden.

Summary

Correlated characters and selection in *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.

The variability of different characters and the correlations between these characters were investigated in four races of *Arabidopsis thaliana* and their F_1 and F_2 progenies. In two different experiments (each lasting one generation) the correlations in selected populations were studied between age at flowering and the number of inflorescence side-shoots. Both simple and double two-way selection gave rise to selection lines in each population with greatly differing character relationships.

In order to explain the phenotypic correlations observed in the selection lines, a distinction was made between environmental and physiological correlation components, as well as genetic correlations in the strict sense. The physiological correlations cannot be altered by selection procedures. The manifestation of a genetic correlation in the strict sense presupposes a certain heritability of the characters in question.

The selection of regression deviants carried out in the second experiment confirmed that the causes of correlation in the selection lines are different.

It is proposed that the different dominance relationship in the two populations are a cause of the difference in kind and degree of the character relationships, according to each population and selection line. Furthermore, age at flowering and number of inflorescence side-shoots were found to show physiological negative correlation in early flowering races and populations and physiological positive correlation in late flowering races and populations. The change in correlation is explained by the segregation of a dominant major gene for late flowering.

Genotype-environment interactions are characteristic for the whole of the material investigated. These are considered to be the reason for the non sensical results obtained from the estimation of heritability and genetic correlation by offspring-parent relationship.

The consequences of judging a character correlation by subdivision into the correlation components mentioned, is discussed in relation to practical plant breeding.

Literaturverzeichnis

ALLARD, R. W., 1956: The analysis of genetic-environmental interactions by means of diallel crosses. Genetics **41**, 305—318.

— —, 1960: Principles of plant breeding. John Wiley & Sons, Inc., New York and London.

— —, and J. HARDING, 1963: Early generation analysis and prediction of gain under selection in derivatives of a wheat hybrid. Crop Sci. **3**, 454—456.

ANAND, S. C., and J. H. TORRIE, 1963: Heritability of yield and other traits and interrelationships among traits in the F_3 and F_4 generation of three soybean crosses. Crop Sci. **3**, 508—511.

BARBER, H. N., 1959: Physiological genetics of pisum II. The genetics of photoperiodism and vernalisation. Heredity **13**, 33—60.

CLAYTON, G. A., J. A. MORRIS and A. ROBERTSON, 1957a: An experimental check on quantitative genetical theory. I. Short-term responses to selection. J. Genet. **55**, 131—151.

— —, and A. ROBERTSON, 1957b: An experimental check on quantitative genetical theory. II. The long-term effects to selection. J. Genet. **55**, 152—170.

— —, G. R. KNIGHT, J. A. MORRIS and A. ROBERTSON, 1957c: An experimental check on quantitative genetical theory. III. Correlated responses. J. Genet. **55**, 171—180.

COCKREM, F., 1959: Selection for relationships opposite to those predicted by the genetic correlation between two traits in the house mouse (*Mus musculus*). Nature **183**, 342—343.

COOPER, J. P., 1959a: Selection and population structure in *Lolium*. II. Genetic control of date of ear emergence. Heredity **13**, 445—459.

— —, 1959b: Selection and population structure in *Lolium*. III. Selection for date of ear emergence. Heredity **13**, 461—479.

— —, 1960: Selection and population structure in *Lolium*. IV. Correlated response to selection. Heredity **14**, 229—246.

— —, 1961: Selection and population structure in *Lolium*. V. Continued response and associated changes in fertility and vigour. Heredity **16**, 435—454.

— —, and K. J. R. EDWARDS, 1961: The genetic control of leaf development in *Lolium*. 1. Assessment of genetic variation. Heredity **16**, 63—82.

DAVERN, C. I., J. W. PEAK and F. H. W. MORLEY, 1957: The inheritance of flowering time in *Trifolium subterraneum*. Austral. J. agric. Res. **8**, 121—134.

DIERKS, W., 1958: Untersuchungen zum Heterosisproblem. Z. Pflanzenzüchtg. **40**, 67—102.

EZEKIEL, M., and K. A. FOX, 1961: Methods of correlation and regression analysis. John Wiley & Sons, Inc., New York and London.

FALCONER, D. S., 1952: The problem of environment and selection. Amer. Naturalist **86**, 293—298.

— —, 1953: Selection for large and small size in mice. J. Genet. **51**, 470—501.

— —, 1954: Validity of the theory of genetic correlation. An experimental test with mice. J. Heredity **45**, 42—44.

— —, 1955: Patterns of response in selection experiments with mice. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **20**, 178—196.

— —, 1960a: Introduction to quantitative genetics. Oliver and Boyd, Edinburgh and London.

— —, 1960b: Selection of mice for growth on high and low planes of nutrition. Genet. Res. **1**, 91—113.

— —, and M. LATYSZEWSKI, 1952: The environment in relation to selection for size in mice. J. Genet. **51**, 67—80.

FINNEY, D. J., 1962: Genetic gains under three methods of selection. Genet. Res. **3**, 417—423.

GILBERT, N. E. G., 1958: Diallel cross in plant breeding. Heredity **12**, 477—492.

— —, 1961a: Correlations in plant breeding. Euphytica **10**, 205—208.

— —, 1961b: A tomato selection experiment. Genet. Res. **2**, 361—372.

Hänsel, H., 1963: Physiologische und genetische Untersuchungen über den Zusammenhang zwischen der Anzahl steriler Nodi und der Zeitspanne bis zum Blühbeginn der Erbse (*Pisum sativum*). Züchter, 6. Sonderheft, 15—24.

Härer, L., 1950: Die Vererbung des Blühalters früher und später sommereinjähriger Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Beitr. Biol. Pflanzen **28**, 1—35.

Haskell, G., 1954: Correlated responses to polygenic selection in animals and plants. Amer. Naturalist **88**, 5—20.

— —, 1959: Further evidence against pleiotropic gene action in correlated responses to selection. Genetica **30**, 140—151.

Hazel, L. N., 1943: The genetic basis for constructing selection indexes. Genetics **28**, 476—490.

Jinks, J. L., 1954: The analysis of continuous variation in a diallel cross of *Nicotiana rustica* varieties. Genetics **39**, 767—788.

— —, 1956: The F_2 and backcross generations from a set of diallel crosses. Heredity **10**, 1—10.

Kappert, H., 1953: Die vererbungswissenschaftlichen Grundlagen der Züchtung. Verlag Paul Parey, Berlin und Hamburg.

Laibach, F., 1943: *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. als Objekt für genetische und entwicklungsphysiologische Untersuchungen. Bot. Arch. **44**, 439—455.

— —, 1951: Über sommer- und winterannuelle Rassen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Ein Beitrag zur Ätiologie der Blütenbildung. Beitr. Biol. Pflanzen **28**, 173—210.

— —, und A. Zenker, 1954: Zur Kältebeeinflussung der Blütenbildung bei Langtagpflanzen. Planta (Berlin) **43**, 250—252.

Langridge, J., 1962: A genetic and molecular basis for heterosis in *Arabidopsis* and *Drosophila*. Amer. Naturalist **96**, 5—28.

Leffel, R. C., and W. D. Hanson, 1961: Early generation testing of diallel crosses of soybeans. Crop Sci. **1**, 169—174.

Leng, E. R., 1961: Predicted and actual responses during long-term selection for chemical composition in maize. Euphytica **10**, 368—378.

— —, 1962a: Selection reversal in strains of corn previously long-term selected for chemical composition. Crop Sci. **2**, 167—170.

— —, 1962b: Results of long-term selection for chemical composition in maize and their significance in evaluating breeding systems. Z. Pflanzenzüchtg. **47**, 67—91.

Lerner, I. M., 1950: Population genetics and animal improvement. Cambridge Univ. Press, London.

Le Roy, H. L., und A. Lörtscher, 1956: Die wichtigsten Methoden der Heritabilitätsbestimmung. Z. Tierzucht und Züchtungsbiol. **66**, 17—37.

Mather, K., 1949: Biometrical genetics. Methuen, London.

— —, 1955: Response to selection. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **20**, 158—165.

— —, and A. Vines, 1952: The inheritance of height and flowering time in a cross of *Nicotiana rustica*. In: E. C. R. Reeve and C. H. Waddington, Quantitative inheritance. H. M. S. O., London.

Müller, A., 1961: Zur Charakterisierung der Blüten und Infloreszenzen von *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Kulturpflanze **9**, 364—393.

Napp-Zinn, K., 1957: Untersuchungen über das Vernalisationsverhalten einer winterannuellen Rasse von *Arabidopsis thaliana*. Planta (Berlin) **50**, 177—210.

— —, 1958: Untersuchungen über den Aufbau der Infloreszenz bei *Arabidopsis thaliana*. Beitr. Biol. Pflanzen **34**, 113—128.

— —, 1961: Über die Bedeutung genetischer Untersuchungen an kältebedürftigen Pflanzen für die Aufklärung von Vernalisationserscheinungen. Züchter **31**, 128—135.

— —, 1962: Über die genetischen Grundlagen des Vernalisationsbedürfnisses bei *Arabidopsis thaliana*. I. Mitt. Die Zahl der beteiligten Faktoren. Z. Vererbungsl. **93**, 154—163.

Reeve, E. C. R., and F. W. Robertson, 1953: Studies in quantitative inheritance. II. Analysis of a strain of *Drosophila melanogaster* selected for long wings. J. Genet. **51**, 276—316.

Rehse, E., 1960: Über die Beziehungen zwischen Strohlänge und Ertrag in Kreuzungspopulationen zweier Roggensorten. Z. Pflanzenzüchtg. **43**, 157—204.

Rendel, J. M., 1963: Correlation between the number of scutellar and abdominal bristles in *Drosophila melanogaster*. Genetics **48**, 391—408.

Robertson, F. W., 1955: Selection response and the properties of genetic variation. Cold Spring Harb. Symp. Quant. Biol. **20**, 166—177.

— —, 1960a: The ecological genetics of growth in *Drosophila*. I. Body size and developmental time on different diets. Genet. Res. **1**, 288—304.

— —, 1960b: Studies in quantitative inheritance. XII. Cell size and number in relation to genetic and environmental variation of body size in *Drosophila*. Genetics **44**, 869—896.

— —, 1962: Changing the relative size of the body parts of *Drosophila* by selection. Genet. Res. **3**, 169—180.

— —, 1963: The ecological genetics of growth in *Drosophila*. 6. The genetic correlation between the duration of the larval period and body size in relation to larval diet. Genet. Res. **4**, 74—92.

— —, and E. C. R. Reeve, 1952: Studies in quantitative inheritance. I. The effects of selection of wing and thorax length in *Drosophila melanogaster*. J. Genet. **50**, 414—448.

Schwanitz, F., 1957: Entwicklungsphysiologische Grundlagen der Frühdiagnose. Züchter, 4. Sonderheft, 9—14.

Searle, S. R., 1961: Phenotypic, genetic and environmental correlations. Biometrics **17**, 474—480.

Seyffert, W., 1960: Untersuchungen über die Vererbung quantitativer Charaktere an *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh. Z. Pflanzenzüchtg. **42**, 356—401.

Siegel, P. B., 1962: A double selection experiment for body weight and breast angle at eight weeks of age in chickens. Genetics **47**, 1313—1319.

Thomas, R. G., 1960: Pleiotropism and the developmental changes correlated with flowering. Genetica **31**, 329—339.

Troll, W., und H. Weber, 1955: IV. Infloreszenzen. In: Fortschr. Bot. **17**, 36—42.

Williams, W., and N. Gilbert, 1960: Heterosis and the inheritance of yield in the tomato. Heredity **14**, 133—149.

Wricke, G., 1955: Über die Methoden zur Untersuchung der Wirkungsweise quantitativer Gene. Züchter **25**, 262—274.

Zenker, A. M., 1955: Jarowisationsuntersuchungen an sommerannuellen *Arabidopsis*-Rassen. Beitr. Biol. Pflanzen **32**, 135—170.

Zucker, L. M., 1960: Model breeding experiment for two-way selection in small populations showing directional dominance. Genetics **45**, 485—498.

Lebenslauf

Am 31. August 1935 wurde ich, Ilse Babette Barthelmess, als Tochter des Dipl. Ing. Günther Barthelmess und seiner Ehefrau Margret, geb. Thum, in Berlin-Steglitz geboren. In Berlin besuchte ich vier Jahre die Volksschule und wurde anschließend in die Marie-Curie-Schule, eine Oberschule Wissenschaftlichen Zweiges, aufgenommen. An dieser Schule legte ich am 9. Februar 1954 die Reifeprüfung ab. Da bereits in der Schule ein reges Interesse an der Vererbungslehre in mir geweckt wurde, arbeitete ich nach dem Abitur ein halbes Jahr als Volontärin am Institut für Vererbungs- und Züchtungsforschung der Technischen Universität Berlin, um einen Einblick in die Arbeitsmethoden dieser Wissenschaft zu bekommen.

Im Wintersemester 1954/1955 begann ich mit dem Studium der Biologie (Hauptfach Zoologie) an der Freien Universität Berlin. Hier legte ich am 20. Mai 1958 die Vorprüfung zur Diplomprüfung in Biologie ab. Nach meinem neunten Fachsemester, im Frühjahr 1959, wurde mir von Herrn Prof. Dr. W. Hoffmann, Direktor des Instituts für Vererbungs- und Züchtungsforschung in Berlin-Dahlem, die Möglichkeit geboten, an seinem Institut die Untersuchungen für die vorliegende Arbeit im Rahmen eines Forschungsauftrages der Deutschen Forschungsgemeinschaft durchzuführen.

Meine Lehrer waren die Herren Professoren Dr. Lüers, Dr. Ulrich, Dr. Günther, Dr. Urich, Dr. Drawert und Dr. Eckardt von der Freien Universität Berlin und die Herren Professoren Dr. Kappert und Dr. Hoffmann von der Technischen Universität Berlin.